2. y. Blockwell

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Breslau.

28573

Zur Entwickelungsgeschichte der Helvellineen.

# Inaugural-Dissertation

welche nebst den beigefügten Thesen

mit Genehmigung der

hohen philosophischen Fakultät der Kgl. Universität Breslau

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde Montag, den 15. August 1898, Mittags 11 Uhr

# in der Aula Leopoldina

öffentlich vertheidigen wird

### **Gustav Dittrich**

aus Oels in Schlesien.

Opponenten:

Herr Drd. phil. Leopold Brandt, Herr cand. phil. Friedrich Crotogino.

Breslau, Druck von R. Nischkowsky, 1898.



Die erste Arbeit de Barys (I) über Entwickelung der Fruchtkörper von Ascomyceten hat im Wesentlichen die Fragen angeregt, welche auch die späteren Forscher auf diesem Gebiete beschäftigt haben. Es sind das 1) die erste Anlage der Fruchtkörper, 2) die Ausbildung des sterilen und fertilen Theiles und 3) das Verhalten der Kerne bei der Ascosporenbildung.

Was den ersten Punkt anlangt, so wurde von de Bary und seinen Schülern für eine Anzahl von Ascomyceten die Anwesenheit eines Ascogons festgestellt (auch Carpogon oder noch allgemeiner Archicarp genannt), eines distinkten Anfangsgebildes des Fruchtkörpers am Mycel, meist von der Gestalt einer gekrümmten Reihe angeschwollener Zellen, von denen, wie für eine Reihe von Ascomyceten nachgewiesen oder doch, bei den Mängeln der früheren Untersuchungsmethoden (Quetschpräparate) nahegelegt wurde, die ascogenen Hyphen entspringen, die dann in ihren Verzweigungen die Asci liefern; bei gewissen sehr einfach gebauten Formen, wie den einascigen Erysipheen, sollte das hier einzellige Ascogon direkt zum Ascus werden. Aus dem Ascogon gingen immer nur die fertilen Elemente hervor, dagegen wurden die Fruchthülle und die Paraphysen, soweit solche vorhanden, von Aussprossungen des Basaltheiles, der Trägerzelle des Ascogons, oder der an das Ascogon angreuzenden Hyphen gebildet.

An das Ascogon lehnten sich oft eigenartig gestaltete Zweige der benachbarten Hyphen in der Ein- oder, bei mehrzelligem Ascogon, in der Mehrzahl an, in denen de Bary und seine Anhänger männliche Sexualorgane, Pollinodien oder Antheridialäste genannt, sahen, welche das Ascogon, die Eizelle, befruchteten; infolge dieser Befruchtung sollten sich aus dem Ascogon als Enden der aus ihm entstehenden ascogenen Hyphen die Asci und aus der ganzen Anlage der fertige Fruchtkörper bilden. Es sei indessen schon an dieser Stelle hervorgehoben, dass es so gut wie keinem der älteren Beobachter gelang, einen Uebertritt des Inhaltes der als Antheridien angesprochenen Hyphen in das Ascogon mit Sicherheit zu konstatiren; auch das Schwinden der Scheidewand zwischen den beiden sich berührenden

Gebilden blieb meist zweifelhaft. Dass die früheren Autoren auf diesen Nachweis nicht so grossen Werth legten, erklärt sich aus der Annahme, welche auch de Bary theilte, dass der Sexualvorgang unter Umständen nur in einem innigen Anschmiegen der beiden Organe und einem Uebertritt von befruchtender Substanz durch die Zellwand hindurch zu bestehen brauche. Wir wissen jetzt, dass ein geschlechtlicher Process in der Verschmelzung des Inhaltes der männlichen mit dem der weiblichen Zelle besteht, und dass insbesondere den beiderseitigen Zellkernen, deren Vereinigung den integrirenden Bestandtheil jedes Sexualaktes bildet, hierbei eine hervorragende Rolle zukommt. — Charakteristische Ascogonbildung findet sich bei den Erysipheen, bei Eurotium repens, bei Penicillium glaucum und einigen noch niedriger stehenden Formen (Eremascus albus, Ctenomyces serratus, Gymnoascus Reessii), unter den Pyrenomyceten namentlich bei Sordaria, von Discomyceten bei Ascobolus und Pyronema confluens (vgl. de Bary IV, 213—242, Zopf II, 439—473).

Waren es in diesen Fällen Hyphenauszweigungen, die sich an das Ascogon anlegten, um möglicherweise eine befruchtende Einwirkung auf dasselbe auszuüben, so wurde auch noch ein anderer Modus des hypothetischen Sexualvorganges angegeben, bei dem die männlichen Elemente, ähnlich wie die der Florideen, frei beweglich entwickelt sein sollten, als "Spermatien", die das im Innern des Thallus eingeschlossene Ascogon durch Vermittelung eines über die Oberfläche hervorragenden "Trichogyns" befruchteten: So vor allem von Stahl für die Collemaceen; ein ähnlicher Befruchtungsakt wurde bei Polystigma rubrum vermuthet. Die "Spermatien" wurden als abgegliederte Theile von "Antheridienzweigen" angesehen. Diese Angaben sind jedoch später nicht bestätigt worden; vielmehr gelang es Möller, die "Spermatien" von Collema nach mehrmonatlichem Aufenthalt in Nährlösung zum Keimen zu bringen, woraus dieser Autor auf ihre Conidien-Natur schloss. In anderen Fällen geht die Entwickelung der Flechtenapothecien nachweislich ohne Betheiligung der "Spermatien" vor sich. Brefeld beobachtete bei den "Spermatien" zahlreicher Ascomyceten die Keimung.

In jüngster Zeit hat Thaxter in einer sehr ausführlichen Arbeit über die Laboulbenien die Befruchtung der Perithecien-Anlagen durch Spermatien dargethan. Zum mindesten bei dieser Gruppe ist eine phylogenetische Beziehung zu den Florideen unverkennbar; indessen wurde doch auch eingewendet, dass die Laboulbenien, obgleich sie ja achtsporige keulige Sporangien besitzen, nicht ohne weiteres den Ascomyceten zuzurechnen wären, sondern eine vermittelnde Stellung zwischen ihnen und den Florideen einnehmen möchten.

Die Schwierigkeiten, welche sich einem exakten Nachweis der Befruchtung des Ascogons entgegenstellten, führten viele Mycologen zu der Anschauung, dass Archicarp und Antheridium zwar morphologisch die Bedeutung der betreffenden Organe bei anderen Gruppen (Peronosporeen, Saprolegnieen, Carpogon und Spermatien der Florideen) haben, dass

aber aus dieser Homologie nicht nothwendig auf eine sexuelle Funktion dieser Gebilde geschlossen werden dürfe.

Den Fällen von besonders deutlicher Ascogonbildung stehen nun, wenn wir von einer Anzahl zweifelhafter und unvollständiger Angaben absehen, manche Ascomuceten gegenüber, die bestimmt kein unterscheidbares Initialorgan besitzen, aus welchem die fertilen Elemente hervorgingen, wo daher auch ein Sexualakt in dem bisherigen Sinne nicht anzunehmen war. Beispiele hierfür wurden von Brefeld, auch von van Tieghem (I) und Bauke (für Pleospora herbarum) angegeben. Brefeld gelangte denn auch zu der Ueberzeugung, dass den Ascomyceten irgend welche Sexualität vollständig fehle. In dem Auftreten von Ascogonen soll lediglich eine frühe Differenzirung der fertilen Elemente von den sterilen in dem stets asexuell entstandenen Fruchtkörper zu sehen sein; diese Scheidung soll bei ascogonlosen Formen eben erst später, bei manchen Gruppen erst sehr spät eintreten. Mit der letzten Ansicht, welche insbesondere für die höchst entwickelten Ascomuceten, die Helvellineen, gelten soll, werden sich die folgenden Untersuchungen noch zu befassen haben. - Die an das Ascogon sich anlehnenden Hyphenzweige hält Brefeld für nichts anderes als die ersten Hüllzweige.

Die oben kurz berührte Deutung von Kernverschmelzungen als Sexualakt hat auch auf die Lehre von der Sexualität der Ascomyceten eine eigenartige Anwendung gefunden. Es war Dangeard, der in zahlreichen Schriften von Basidiomyceten, Uredineen und Ustilagineen, insbesondere aber auch von Ascomuceten nachwies, dass bei allen von ihm untersuchten Formen dieser Pilzgruppen übereinstimmend vor der Sporenbildung eine Verschmelzung von zwei Kernen erfolgt; diese Erscheinung, welche die Grundlage von Raciborskis Zeugitentheorie bildet, fasste Dangeard als wirklichen Sexualakt auf, was an sich insofern auch eine Berechtigung hatte, als bei den Pilzen mit mehrkernigen Zellen die Möglichkeit bestand, dass die beiden hypothetischen Sexualkerne sich von Mutterkernen ableiteten, die erst in weit zurückgelegenen Entwicklungsphasen derselben Zelle entstammten. Die Zunahme des Chromatins und überhaupt das vermehrte Wachsthum des Verschmelzungskernes waren der Dangeard'schen Auffassung gewiss günstig. Gerade in den jungen Ascis fand der genannte Forscher zuerst konstant zwei Kerne, die sich regelmässig zu einem vereinigten, so bei Peziza vesiculosa, Helvella Ephippium, Geoglossum hirsutum, Acetabula Calux, Exoascus deformans und wohl auch bei Aspergillus glaucus. Wir werden auf diese Verhältnisse noch mehrfach zurückzukommen haben 1).

<sup>1)</sup> Dass der einzelne Ascus das Produkt eines Sexualvorganges, allerdings von anderer Art wie Dangeard meint, sein sollte, hatte ehedem Hofmeister geglaubt. Er beobachtete nämlich, dass die Asci in einer bestimmten Entwickelungspreiode mit kleineren, von besonderen dünnen Fäden getragenen Zellen in innige Berührung traten, in denen er männliche Geschlechtsorgane vermuthete. De Bary (I, 30) erwies die Unhaltbarkeit dieser Annahme.

Es lag nahe, die neuere Anschauung von der Rolle der Kerne beim Sexualakt auf die Fruchtanfänge solcher Ascomyceten anzuwenden, bei denen nach den Angaben der älteren Autoren ein Ascogon und Antheridium auftreten, zumal die Mikrotomtechnik, die sich inzwischen auch auf botanischem Gebiete Eingang verschafft hatte, für die Aufklärung dieser wie mancher anderer Verhältnisse bei der Entstehung der Fruchtkörper Aussicht gewährte. Das hervorragende Verdienst, die Entwickelung der Ascomuceten von diesen Gesichtspunkten aus zuerst untersucht zu haben, gebührt R. A. Harper. Dieser wies an gefärbten Mikrotomschnitten durch die ersten Perithecienanlagen von Sphaerotheca Castagnei (Humuli) und Erysiphe communis nach, dass zwischen den Endzellen der beiden sich aneinander legenden aufrechten Mycelzweige, welche de Bary als weibliche Sexualzelle und Antheridium angesprochen hatte, eine Perforation der sie trennenden Membranen entsteht, durch welche der Kern der Antheridiumzelle in die bauchige Ascogonzelle übertritt, um mit dem Kerne der letzteren zu verschmelzen. Das Ascogon wächst nun zu einer gekrümmten Zellenreihe heran, deren eine Zelle den Ascus resp. in den weiteren Auszweigungen der aus ihr 1) hervorsprossenden Hyphen die zahlreichen Asci erzeugt. In den Zellen, welche zu Ascis werden, finden sich regelmässig zwei Kerne, die miteinander verschmelzen. In dieser Kernkopulation würde man nach Dangeard einen Sexualakt zu sehen haben; da indessen die Vereinigung von Ascogon- und Antheridium-Kern mehr den Anschein einer sexuellen hat, indem bei ihr die Kerne zwei verschieden gestalteten Zellen angehören, woraus man wohl eher auf einen verschiedenen sexuellen Charakter der kopulirenden Kerne schliessen darf, so wäre der Kernverschmelzung im jungen Ascus nur ein vegetativer Charakter beizulegen, - wenn man nicht etwa hier in ähnlicher Weise eine zweimalige Befruchtung annehmen wollte, wie es Schmitz für die Florideen versucht hat.

Die Bedeutung der Harper'schen Beobachtungen dürfte hauptsächlich in dem Nachweise bestehen, der bisher für die Feststellung einer wirklichen Befruchtung des Ascogons durch das Antheridium in erster Linie fehlte, was ja auch von den Gegnern der Sexualitätstheorie genugsam hervorgehoben worden ist: In dem Nachweis des Uebertrittes geformter Elemente, speciell des Kernes, aus der Antheridiumzelle in das Ascogon; nicht nur die beiden Kerne verschmelzen, sondern das Antheridium giebt auch Plasma an die weibliche Zelle ab und erscheint so nach dem Schliessen der Perforation inhaltsarm.

<sup>1)</sup> Ob wirklich die ascogenen Hyphen bei Erysiphe communis alle aus einer Ascogonzelle hervorgehen, konnte Harper nicht mit Sicherheit feststellen. Ein günstigeres Objekt für die Entscheidung dieser Frage, die für den Vergleich des Erysipheen-Ascogons mit dem anderer Formen von Wichtigkeit ist, wäre Microsphaera Alni, bei welcher die Zahl der Asci gering ist (2-5) und man daher übersichtlichere Bilder erhalten würde. — De Bary hatte angenommen, dass allen Ascogonzellen die Fähigkeit zukomme, Asci hervorzubringen.

Die Bestätigung der Anschauungen de Barvs durch Harper hat nicht allgemeinen Beifall gefunden. Von Lindau (in seiner Bearbeitung der Perisporiales in Engler-Prantls "Natürlichen Pflanzenfamilien") wurde ein Zweifel an der Kernnatur der kopulirenden Gebilde erhoben. Die Zellkerne der Erysipheen sind jedoch, wie ich mich auch selbst überzeugen konnte, eben so beschaffen, wie sie Harper abbildet und beschreibt, die Kerne der fertilen Zellen etwas grösser wie die des Mycels und der Hüllelemente u. s. w. Auch bei Anwendung anderer Fixirungs- und Tinktionsmethoden erhält man, z. B. bei Erysiphe Galeopsidis, mit manchen der Harper'schen durchaus übereinstimmende Bilder. - Dagegen hat vor kurzem Dangeard die Angaben von Harper nachuntersucht und u. a. gefunden, dass der Antheridiumast nur einen unbedeutenden Kern enthält und frühzeitig degenerirt; ein Uebertritt des Kernes in die Ascogonzelle wurde nur in einem Falle beobachtet und stellte sich auch hier nur als eine optische Täuschung heraus. Dangeard hält denn an seiner Anschauung fest, dass erst in den Ascusanlagen der Sexualakt stattfindet, indem die hier vorhandenen zwei Kerne mit einander verschmelzen.

Auch das Aussprossen der ascogenen Hyphen aus dem Ascogon des Ascobolus hat Harper verfolgt, ohne jedoch eine Befruchtung desselben, welche möglicherweise auf früheren Stadien als den beobachteten stattgefunden haben kann, zu konstatiren. Hier kommuniziren die einzelnen Ascogonzellen durch Löcher mit einander und entleeren alle ihre durch viele, schnell auf einander folgende Theilungen aus je einem entstandenen kleinen Kerne in die grösste Zelle der Reihe, von der dann zahlreiche ascogene Hyphen entspringen.

Anschliessend an die Arbeiten von Harper wäre hier schliesslich eine neuere entwickelungsgeschichtliche Untersuchung von Mary A. Nichols über mehrere Pyrenomyceten anzuführen. Nach diesem Autor werden bei Ceratostoma brevirostre schraubig gekrümmte Archicarpien und schlankere Antheridien angelegt, meist von verschiedenen Fäden entspringend; die Spitzen beider Gebilde begegnen sich, und die trennenden Zellwände werden aufgelöst, es tritt hierbei aber weder eine Verschmelzung der - in beiden Organen in der Mehrzahl enthaltenen - Kerne ein, noch giebt das Antheridium Plasma an das Archicarp ab. Die Antheridienzweige können indessen auch fehlen oder doch mit dem Archicarp in keine Verbindung treten, das letztere entwickelt sich dann trotzdem zum Perithecium oder wächst in einen vegetativen Faden aus. Ganz analoge Verhältnisse sollen sich bei Hypocopra finden. Dagegen entsteht bei Teichospora der Fruchtkörper aus einer einzigen Mycelzelle, die sich ohne Betheiligung anderer Hyphenzweige weiter theilt und ein gleichmässiges Gewebe ergiebt, in welchem einzelne vorher von den übrigen nicht unterscheidbare Zellen protoplasmareicher werden und sich zu den jungen Ascis ausbilden. Dieser Fall hat für die im Folgenden wiederzugebenden Untersuchungen insofern besonderes Interesse, als die Art, in welcher hier die Scheidung von fertilen und sterilen Elementen sich ausbildet, am meisten unter den nach neueren Methoden untersuchten Ascomyceten Aehnlichkeit hat mit den unten näher zu beschreibenden Verhältnissen bei der Entwickelung der Fruchtanlagen von Mitrula phalloides. Bei einer Teichosporella sp. wurden "degenerirte Rudimente eines Antheridiums" beobachtet. Der Autor deutet denn auch seine Befunde in dem Sinne, dass die von ihm untersuchten Pyrenomyceten Sexualorgane und sexuelle Processe in verschiedenen Stadien der Reduktion aufweisen.

In jüngster Zeit erschien noch eine Arbeit von Bucholtz über die Entwickelung von Tuber excavatum. Dieselbe verfolgt zwar nicht die ascogenen Hyphen bis auf ihren Ursprung, ist indessen darum hier zu erwähnen, weil ihr Autor die genannte Form mit Rücksicht darauf, dass bei ihr das Hymenium anfangs offen liegt und noch nicht von der Peridie umgeben ist, den Helvellineen anzuschliessen sucht, für welche bisher auch allgemein eine gymnokarpe Entstehung der Fruchtschicht angenommen wurde. Ich habe mich bemüht, speciell die Frage nach der gymnokarpen oder angiokarpen Hymenium-Anlage der Helvellineen zu entscheiden, und die in dieser Hinsicht gewonnenen Resultate werden uns noch im Folgenden Gelegenheit geben, auf den erwähnten Vergleich zwischen Tuberaceen und Helvellaceen zurückzukommen. In anatomischer Hinsicht sind die von Bucholtz in den Fruchtkörpern verschiedener Tuber-Arten nachgewiesenen "Harzhyphen" von Interesse, deren Vorkommen die von Ed. Fischer gezogene Parallele zwischen Tuberaceen und Gasteromyceten auch in den Details ihres Baues zu bestätigen geeignet scheint. - Die Angaben Hesses über die ganz eigenartige und von den übrigen Ascomyceten völlig abweichende Entwickelung der Tuberaceen sind von keiner Seite bestätigt worden.

Die Fragen nach der weiteren Entwickelung der Fruchtkörper der Ascomuceten beziehen sich namentlich auf die Art der Ausbildung des Hüllapparates und der übrigen sterilen Theile, auf deren Einzelheiten hier nicht eingegangen werden kann. Bemerkenswerth ist, dass die so verschiedenartigen Ascusfrüchte sich oft aus sehr ähnlich gestalteten Anlagen entwickeln (vgl. Ascobolus und Sordaria), was darauf hinweist, dass es sich in der mannigfachen Ausbildung der fertigen Fruchtkörper mehr um sekundäre Differenzen als um principielle Unterschiede handelt. So kann man sich auch die Apothecien von den auf den ersten Blick recht abweichend gestalteten Perithecien in der Weise abgeleitet denken, dass sich die Innenfläche der letzteren nach aussen gebogen und auf der ganzen Oberfläche mit dem Hymenium überzogen hat. Wie sich die eigenartigen Formen des fruchttragenden Theiles der Helvellineen nicht bloss theoretisch von den scheibenförmigen Apothecien der übrigen Discomyceten ableiten lassen, sondern wie die Vertreter dieser Gruppe geradezu in ihrer Ontogenie Entwickelungsstadien aufweisen, auf denen sie Pezizenartigen Formen gleichen,

und welche Vorgänge es sind, die zu den mannigfachen, auf den ersten Blick ganz unverständlichen Gestalten ihrer Köpfe und Hüte führen, werden die folgenden Untersuchungen zeigen.

Von den weiteren Schicksalen der fertilen (ascogenen) Hyphen, welche sich, abgesehen von sehr einfachen Formen (Eremascus, Exoascus) zwischen anderen sterilen Zellen, dem Hüllapparat und (meist auch) den Paraphysen vorfinden, hat besonders die Art der Entstehung der Ascosporen in den jungen Ascis Interesse erregt. Bereits die erste Untersuchung über Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten, die de Bary 1863 veröffentlichte, wies auf die Bedeutung der Kerne bei diesem Process hin. De Barv fand in den jungen keuligen Ascis von Peziza-, Helvella- und Tuber-Arten stets einen sehr deutlich durch sein stärkeres Lichtbrechungsvermögen vom Ascusplasma sich abhebenden rundlichen Körper, dessen Kernnatur er an dem Verhalten bei der Jodfärbung erkannte; ausserdem beobachtete er bei dem schon oben wegen seiner interessanten Apothecienanlagen erwähnten Pyronema confluens in weiter gestreckten Schläuchen 2, 4 und endlich 8 immer kleiner werdende Kerne und in Ascis, die in der Sporenanlage begriffen waren, diese 8 Kerne als Centren der Sporen. Dabei zeigte das zur Sporenbildung verwandte Plasma bei Zusatz von Jodlösung ein anderes Verhalten als der im Ascus als Wandbelag und anfangs auch zwischen den Sporen zurückbleibende Theil: Während das erstere sich gelb färbte, nahm das übrige Plasma einen rothbraunen oder violettbraunen Ton an, de Bary unterschied es deshalb als Epiplasma (identisch mit Erreras "Glycogenmasse").

Aus dem successiven Auftreten von 2, 4 und 8 Kernen schloss de Bary mit Recht, dass der primäre Ascuskern eine dreimalige Theilung durchgemacht habe. Wirkliche Theilungsfiguren der Kerne wurden jedoch erst weit später gefunden. Nachdem zuerst Strasburger (Zellbildung und Zelltheilung, III. Auflage, Jena 1880, p. 50) Beobachtungen gemacht hatte, welche auf eine Vermehrung des Ascuskernes durch wiederholte Zweitheilung unzweideutig hinwiesen, gab Sadebeck das Vorkommen achromatischer Spindelfasern in den Schläuchen von Exoascus an, und Fisch beschrieb für dasselbe Objekt das Auftreten von eiförmigen Chromosomen. Eingehender sind diese karvokinetischen Figuren von Gjura sin bei Peziza vesiculosa studirt worden; er fand sie auf allen Stadien der Ascus-Entwickelung und zwar sollen diejenigen der dritten Kerntheilung, trotz der abnehmenden Grösse, doch die deutlichsten Bilder geben. Der primäre Ascuskern besitzt ein geringes, bei Doppelfärbung blauviolett werdendes Chromatingerüst. grosse Nucleolus soll erst nach vollendeter Karyokinese im Plasma verschwinden, um erst in den bereits durch Membranen abgegrenzten Tochterkernen in allmählich zunehmender Grösse wieder aufzutauchen; an den Spindelpolen finden sich strahlige Plasmastrukturen ausgebildet.

Eine äusserst sorgfältige Bearbeitung haben später die Erscheinungen bei der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus durch Harper gefunden,

welcher sie zunächst für Peziza Stevensoniana und auch Ascobolus, mit gelegentlicher Berücksichtigung einiger anderer Ascomuceten, beschrieb. Die Hauptbefunde Harpers sind etwa folgende: In den jüngsten Anlagen der Asci, welche durch die peripherischen, kurzen, durch Scheidewände abgetheilten Endverzweigungen der ascogenen Hyphen dargestellt werden, sind wenigstens vier Kerne vorhanden; diese wandern paarweise auf einander zu, um jedenfalls zu verschmelzen; die so gebildeten zwei Kerne älterer Anlagen verschmelzen nochmals. Das cyanophile fädige Gerüst des ruhenden Kernes zieht sich vor der Theilung zu ungleichmässigen Anschwellungen zusammen, die durch feine Fäden verbunden sind. Das Kernkörperchen schwindet allmählich und wird angeblich zur Bildung der Spindel verbraucht. Diese zeigt die Chromosomen zu einer Aequatorialplatte angeordnet; an den Spindelpolen befinden sich etwas abgeplattet-kugelförmige Körper, von deutlicher Strahlung umgeben (Centrosomen?). Beim Auseinanderweichen betragen die länglichelliptischen Tochtersegmente jederseits acht an der Zahl. Die Tochterkerne bleiben noch durch die sich gerade streckenden Spindelfasern (nach Gjura sins Vermuthung Reste der gedehnten Mutterkernwand) eine Zeit lang verbunden, sie stellen anfangs dichte kugelige Körper dar, die sich bald mit einer Membran umgeben. In gleicher Weise verlaufen die weiteren Kerntheilungen, die Spindeln der dritten sind, wie schon Gjurasin angab, senkrecht zur Längsachse des Ascus orientirt, so dass die Sporen ursprünglich in zwei Reihen zu liegen kommen. - Noch ausführlicher wurden später von demselben Autor die Kerntheilungsvorgänge und die Sporenabgrenzung in den Schläuchen von Erysiphe communis erörtert. Das Centrosoma liegt hier als scheibenförmiger Körper der Wand des ruhenden Kernes dicht an; an den beiden Spindelpolen scheint es nur aus den fest aneinander geschmiegten Basaltheilen der Polstrahlen zu bestehen, also vielleicht kein selbständiges Gebilde zu sein.

Trotz dieser jüngst erschienenen, eingehenden Arbeiten über die Kernverhältnisse im Ascus sind einige Eigenthümlichkeiten, die hierbei auftreten, bisher unerwähnt geblieben, so das Vorkommen und die Entstehung von vier kernähnlichen Gebilden, welche ich in den jungen Sporen des Ascobolus sowohl wie bei Helvella und Gyromitra nachweisen konnte. Die meisten Autoren, auch Harper, fanden selbst in den ausgereiften Ascosporen einen Kern; Dangeard giebt für Aspergillus glaucus zwei Kerne an. Dass in den septirten Sporen von Teichospora, die mit zahlreichen Schläuchen keimen, worin sich eine gewisse Selbständigkeit der einzelnen, die Spore zusammensetzenden Zellen ausspricht, sich auch eine grössere Zahl von Kernen vorfindet, wie Nichols es abbildet, ist eben mit Rücksicht auf diese Besonderheit der Sporen leicht verständlich und hat mit den am Schluss der folgenden Untersuchungen zu beschreibenden Kernveränderungen in den Sporen von Helvella Infula zunächst nichts zu thun.

Gegenüber den älteren, unvollkommenen Untersuchungsmethoden bietet das Studium tingirter Schnittserien so erhebliche Vortheile für die Untersuchung der Strukturverhältnisse der Fruchtkörper und ist, wie man allgemein zugegeben hat, für alle auf das Verhalten der Zellkerne Rücksicht nehmenden Untersuchungen so unentbehrlich oder doch die Präparation so ausserordentlich erleichternd, dass in der folgenden Arbeit diese Methode hauptsächlich angewendet ist. Andererseits stösst allerdings diese Art der Verarbeitung bei solchen Formen, welche nicht einer zum Schneiden geeigneten Unterlage aufsitzen und im Zusammenhang mit dieser eingebettet werden können, auf erhebliche Schwierigkeiten; daher sind namentlich die früher so vielfach entwickelungsgeschichtlich untersuchten coprophilen Pilze in ihren Anfangsstadien nicht gut mit dem Mikrotom zu sehneiden. Selbst Harper ist es nicht gelungen, diejenigen frühen Entwickelungsstadien des Ascobolus aufzuklären, auf denen möglicherweise eine Befruchtung des Ascogons erfolgt. Sodann ist die Betrachtung von Quetschpräparaten und Freihandschnitten für die Verfolgung des Zusammenhanges der Hyphenzige unentbehrlich. Das Richtige wird daher sein, sich zunächst an gewöhnlichen Präparaten über die gröberen Lagerungsverhältnisse zu orientiren und dann mit Mikrotom und Färbung die Einzelheiten in der Struktur sichtbar zu machen.

Was die Beschaffung des Materials anlangt, so wurde von der Kultur der zu untersuchenden Arten in durchsichtigen Nährmedien Abstand genommen, da viele Pilze nach den bekannten Methoden gar nicht künstlich zu züchten sind; gerade für die im Folgenden behandelten Helvellineen dürfte die Erziehung von Fruchtkörpern in Kulturen sobald nicht gelingen. Die nachstehend beschriebenen und abgebildeten Stadien der Fruchtkörperbildung sind in der Natur selbst gefunden und aus ihrer Vergleichung der Entwickelungsgang der betreffenden Formen festgestellt worden.

Die geeignetsten Methoden der Fixirung und Färbung habe ich am Ascobolus erprobt, von dem ich bald zu Beginn der Arbeit eine sehr ergiebige und anhaltende Kultur auf Kuhdünger erhielt. Als Fixirungsflüssigkeiten wurden neben anderen nicht bewährten (absolutem Alkohol, Platinchlorid, Pikrinsäuregemischen) der von F. Rosen für pflanzliche Objekte zuerst empfohlene Keiser'sche Sublimateisessig (10 Theile Sublimat, 3 Th. Eisessig, 300 Th. Wasser) und eine sehr verdünnte Flemming'sche Mischung (ca. 0.06% Osmiumsäure, 0.06% Eisessig und 0.2% Chromsäure in wässriger Lösung) mit dem besten Erfolge verwendet 1). Die Einwirkungsdauer betrug 3-20 Stunden, je nach Grösse und Zartheit des Objektes. Was die Vorzüge dieser beiden Fixirungsmittel in ihrem Verhältnis zu einander betrifft, so wird bei der angegebenen Verdünnung und Einwirkungsdauer des Flemming'schen Gemisches eine Schwärzung von Plasma und Kernen allerdings vermieden, dagegen ist in manchen Fällen das gleichmässig dunkle

<sup>1)</sup> Diese Lösungen sind in den Erklärungen zu den Figuren kurz mit "Keiser" und "Flemming" bezeichnet.

Kolorit, welches gewisse damit fixirte Objekte, z. B. Blattorgane, annehmen, störend; so wird bei *Pseudopeziza Trifolii*, welche kleine schwarze Flecke auf Kleeblättern bildet, durch die Flemming'sche Flüssigkeit das ganze Blatt schwarz, was später beim Schneiden das Auffinden der infizirten Stellen erschwert. Dafür erwies sich mir diese Fixirung für manche Objekte, wie die *Erysipheen*, der Keiser'schen überlegen. Die Anwendung der letzteren ist wiederum einfacher und giebt bei fleischigen Fruchtkörpern, wie es die im Folgenden behandelten *Helvellineen* sind, auch so gute Resultate, dass sie zumeist benutzt wurde.

Das Auswaschen der Flemming'schen Flüssigkeit hat mit fliessendem Wasser mindestens 24 Stunden zu erfolgen; die mit dem Sublimatessig fixirten Objekte habe ich zur Entfernung des Sublimats in 50% Alkohol gebracht, den ich mehrmals in kurzen Zwischenräumen, unter öfterem Bewegen des Gefässes, wechselte.

Für solches Material, welches nicht sogleich verarbeitet werden kann, ist die längere Aufbewahrung in starkem Alkohol entschieden zu widerrathen, weil dadurch eine gute Färbung, zumal der einzelnen Kernbestandtheile, unmöglich gemacht wird. Das reichhaltige Material von Erysipheen, welches ich in dieser Weise konservirt hatte, war, als es nach etwa zwei Monaten untersucht werden sollte, völlig unbrauchbar geworden. Weniger wie das feine Hyphengeflecht dieser Formen leiden die fleischigen Fruchtkörper der Discomuceten unter dem anhaltenden Aufenthalt in Alkohol; doch war eine Folge von dieser Art der Konservirung, dass die Kerne bei den Färbungen meist nur als roth resp. bei der Hämatoxylinfärbung blauschwarz gefärbte Körper hervortraten, wie das in den Figuren auch wiedergegeben ist. Dass es sich bei diesen Gebilden wirklich um Kerne handelt, konnte ich durch die Kontrolle an später nochmals frisch gesammeltem und sogleich verarbeitetem Material mit Sicherheit feststellen. Ich habe infolgedessen später die fixirten und gehärteten Objekte immer gleich bis in den Paraffinblock übergeführt, in dem sich die feineren Strukturen, wenigstens für die Dauer der Arbeit, recht gut hielten.

Das Durchtränken mit Paraffin geschah nach der im Pflanzenphysiologischen Institut geübten Methode; es wurde besonders auf eine ganz allmähliche Erhöhung der Temperatur des Xylol-Paraffins Bedacht genommen und bei kleinen Objekten der Aufenthalt im Xylol-Paraffin und im Paraffin von 45 ° Schmelzpunkt auf nur je 1½—3 Stunden beschränkt. Das zur Herstellung des Blockes benutzte Paraffin hatte einen Schmelzpunkt von 56 °; bis zu dieser Temperatur wurde vorher das leichter flüssige mit den Objekten in dem Rosen'schen Ofen langsam erwärmt. Die 5—7,5  $\mu$  dicken Schnitte wurden mit 50 % Alkohol bei ca. 32 ° aufgeklebt, zu welchem Zwecke sie eine Nacht über in der obersten Abtheilung des Paraffinofens verblieben.

Gefärbt habe ich die Schnitte meist nach der M. Heidenhain'schen Eisenhämatoxylin-Methode mit der von F. Rosen angegebenen Nachfärbung mit Rubin S. Dieses namentlich zur Kerntinktion vielfach angewandte Verfahren erwies sich mir auch als ein ausgezeichnetes Mittel zur Erkennung der fertilen (ascogenen) Hyphen, welche sich sonst auf frühen Stadien von den sterilen nur sehr schwer unterscheiden lassen. Bringt man Schnitte durch einen Fruchtkörper, wie das für Mitrula weiter unten genauer beschrieben und abgebildet ist, auf 1/2-12 Stunden in eine 21/2 % Eisenammonalaunlösung und nach flüchtigem Abspülen in Wasser ebenso lange in eine gereifte Hämatoxylinlösung 1), so erscheinen bei der Untersuchung die Zellen ziemlich gleichmässig blauschwarz gefärbt; wäscht man nun mit der obigen Eisensalzlösung den Farbstoff vorsichtig wieder aus, so entfärben sich nicht alle Zellen gleichmässig, vielmehr bleiben gewisse Partieen von Schläuchen noch völlig dunkel und undifferenzirt, während in den anderen Hyphen kaum noch die Membranen und Kerne einen blauen Ton bewahrt haben. Setzt man das Auswaschen fort, so hellen sich allmählich auch die bisher undurchsichtigen Hyphen auf und lassen grosse, deutliche Kerne erkennen. Ihr Inhalt wird, nach vollkommener Extraktion des Hämatoxylins aus dem Plasma, durch das Rubin S stark roth gefärbt, der übrige Theil des Fruchtkörpers nur weit schwächer. Diese Hyphen sind nun aber, wie ihre Verfolgung bis in die reifen Fruchtkörper lehrt, diejenigen, welche später die Asci erzeugen; wir haben sie daher als ascogene zu bezeichnen. Speciell mit der beschriebenen Färbe-Methode gelang es mir, bei Mitrula und Leotia die ascogenen Hyphen auf weit früheren Stadien nachzuweisen, als sie nach der bisherigen Annahme vorkommen sollten, und sie bis auf ihren Ursprung in den jungen Fruchtanlagen zu verfolgen. Eine ähnliche Unterscheidung zwischen fertilen und sterilen Theilen ist natürlich auch mit anderen Farbstoffen möglich; indessen tritt sie gerade bei der beschriebenen Beizung und Differenzirung von Hämatoxylinpräparaten am schärfsten hervor. Die stärkere Färbung der ascogenen Hyphen beruht auf ihrem reichen Gehalt an Bildungsstoffen.

Scharfe Kernfärbungen erhält man mit den in Rede stehenden Farbstoffen in der Weise, dass die Differenzirung der überfärbten Schnitte mit dem Eisenammonalaun so lange fortgesetzt wird, bis nur noch die Nucleolen blauschwarz erscheinen; durch das Rubin S (Einwirkungsdauer einer wässerigen Lösung fünf Minuten oder länger, Differenzirung in schwachem Alkohol) wird alsdann das Chromatin gefärbt (vergl. Fig. 2). Die geringe Menge des letzteren ist es, welche hauptsächlich die Erzielung guter Kerntinktionen bei den im Folgenden behandelten Helvellineen erschwert. Die besten Bilder von der Struktur der Kerne ergeben hier die ascogenen Hyphen auf den Stadien ihres ersten Auftretens und die jungen Asci.

<sup>1)</sup> Es wurde hierzu das jüngst von M. Heidenhain zur Centrosomen Färbung besonders empfohlene, haltbare Weigert'sehe Hämatoxylin benutzt: 1 g Hämatoxylin wird in 10 cem Alkohol gelöst und 90 cem Wasser zugesetzt, das Ganze mindestens einen Monat in unverschlossener Flasche stehen gelassen und zum Gebrauch eine Quantität davon mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnt.

Klare Bilder von den Kernverhältnissen in den Aseis erhielt ich mit Fuchsin-Jodgrün. Die von Zimmermann angegebene Mischung (9 Theile 0,1% wässr. Jodgrünlösung mit 1 Theil conc. wässr. Fuchsinlösung) wurde, eventuell erst nach ca. 24-stündiger Einwirkung des stark verdünnten Gemisches (1:100 Wasser), für 2—5 Minuten auf die Schnitte gebracht und diese dann in neutralem absoluten Alkohol abgespült.

Geeignet ist ausserdem Saffranin-Gentianaviolett, wenngleich ich derartig scharfe und alle Details wiedergebende Bilder, wie sie Harper zeichnet, hiermit nicht erhalten konnte. Die Hermann'sche Saffraninlösung (1 Theil in 10 Th. Alkohol gelöst und 90 Th. Anilinwasser dazu) wurde ½-2 Stunden einwirken gelassen, dann mit Alkohol ausgewaschen, bis die Nucleolen noch grell roth gefärbt waren und das Plasma einen rothen Schein hatte, darauf 5—20 Minuten in eine der obigen entsprechende Lösung von Gentianaviolett getaucht und der überschüssige Farbstoff mit blossem Alkohol entfernt (die Anwendung von Orange G gab mir keine guten Resultate), bis bei der Kontrolle unter dem Mikroskop die Blaufärbung auf die Kerne beschränkt war.

In einigen Fällen zeigte sich eine Vorfärbung der Objekte im Ganzen von Vortheil, sie wird später bei Mitrula ausführlich beschrieben werden.

Die Präparate wurden in Canadabalsam eingeschlossen und untersucht, da Glycerin vielfach, zumal bei längerer Einwirkung, die Farben extrahirte.

Eine Gruppe von Ascomyceten, bei der die Entwickelung der Fruchtkörper noch völlig unbekannt ist, sind die Helvellineen, in ihren grossen Formen, den als Speisepilzen geschätzten Morcheln und Lorcheln, die stattlichsten und auffälligsten Discomuceten. Man hat die Vertreter dieser Gruppe, deren mannigfach gestalteter Sporentragender Theil einem Stiele aufsitzt, in zwei Familien gesondert, Geoglossaceen und Helvellaceen, die jedoch kaum scharf von einander zu trennen sind. Es ist mehr die geringe Zahl der Repräsentanten, welche eine Eintheilung der Helvellineen in diese Untergruppen ermöglicht, als wesentliche Merkmale. Zwischen der Keulenform der meisten Geoglossaceen und der Hutform der Helvellaceen stehen die Cudonieen mit "kopfförmiger" Fruchtscheibe, in deren Gestalt sich Cudonia etwa einer Verpa nähert; Leotia vermittelt durch die länglichspindelförmige Gestalt ihrer Sporen zwischen den noch mehr gestreckten, fadenförmigen der übrigen Geoglossaceen und den ellipsoidischen der Helvellaceen, wie auch die Form ihrer Asci in der Mitte zwischen denen der beiden genannten Gruppen steht. In Leotia und ihren Verwandten werden wir also nach dem Aussehen wie nach dem mikroskopischen Bau der Fruchtkörper wohl nicht mit Unrecht Uebergangsformen der einfacheren Ausbildung von Geoglossum und Mitrula in die komplicitere der Morcheln und Lorcheln und damit Zeugen der Einheitlichkeit der Gruppe der Helvellineen sehen dürfen; man fast beide Untergruppen daher wohl auch zweckmässig als eine einzige Familie "Helvellaceen" zusammen. Auf diese enge Verwandtschaft

beider Familien wird weiter unten, bei Erörterung der analogen Bildungs stadien solcher Formen, die in weiter fortgeschrittenem Zustande einander sehr nnähnlich sind, noch zurückgegriffen werden. — Ein abweichendes Ausschen von dieser überwiegenden Mehrzahl der Helvellineen zeigen die Rhizinaceen mit ihren ungestielten, gewölbten bis umgeschlagenen Fruchtscheiben.

Bei den Helvellineen war es bisher noch immer ganz ungewiss, ob ihr Hymenium zur Zeit seiner ersten Anlage bereits frei liegt, also vollkommen gymnokarp ist, wie das allerdings in den floristischen Werken allgemein angenommen und geradezu als unterscheidendes Merkmal zwischen den beiden Abtheilungen der Discomyceten, den Pezizineen und Helvellineen, angeführt wird. Dieser letzteren Ansicht war auch Schröter 1), und er stellte aus diesem Grunde die Helvellineen und im Anschluss an diese die übrigen Discomyceten in seinem System allen anderen Carpoasci voran, während andere Forscher (Lindau) 2) im Perithecium die Grundform der Ascusfrucht und demgemäss in den Discomyceten Abkömmlinge der Pyrenomyceten sahen. Eine solche Anschauung verträgt sich aber nicht mit der Annahme, dass in gewissen Fällen das Hymenium bei Discomyceten nicht auch "irgendwie geschlossen" entstehe. Beiläufig bemerkt werden auch manche andere Formen dieser Gruppe für völlig gymnokarp gehalten, so Pyronema, Sclerotinia, die sehr einfach gebauten Früchte von Ascodesmis.

Was die vorliegenden thatsächlichen Untersuchungen über die Entwickelung der Fruchtkörper der Helvellineen anlangt, so ist hier nur eine kurze Notiz bei Brefeld (Heft IV., 130) anzuführen. Danach sollen die ascogenen Hyphen bei mehreren Arten von Geoglossum, Leotia lubrica P., einer Reihe Morchella- und Helvella-Arten in ähnlicher Weise wie bei einigen von Brefeld untersuchten Pezizen, speciell P. Sclerotiorum, sehr spät und erst nach Anlage des Paraphysenlagers zu einer Zeit auftreten, wo die äussere Form des Fruchtkörpers schon fast fertig ausgebildet ist, indem sie innerhalb des bis dahin durchaus gleichartig sterilen Gewebes eine Strecke weit unter der Oberfläche von denselben Hyphen entspringen, welche vorher die Paraphysen erzeugt haben. Der genannte Autor sieht, wie schon oben erwähnt wurde, in dem Auftreten oder Fehlen eines Ascogons lediglich eine frühere oder spätere Differenzirung der ascogenen Hyphen gegenüber den steril bleibenden Elementen des Fruchtkörpers; da nun ein Ascogon gerade bei einfacher gebauten Formen auftritt, so liesse sich die allmählich immer mehr verspätete Ausbildung der fertilen Schläuche zur Konstruktion einer aufsteigenden Reihe benutzen, an deren Spitze dann die Helvellineen recht gut passen würden. — Die später von Brefeld mit einer Anzahl Helvellineen angestellten Kulturversuche, welche insbesondere auch die Frage nach der Beschaffenheit der Hymeniumanlage entscheiden sollten, ergaben keine Resultate (Heft X., 340); theils waren die Sporen überhaupt nicht zur

<sup>1)</sup> Engler-Prantl: Naturl. Pflanzenfamilien. Theil I, pag. 162-172.

<sup>2)</sup> ibid. 178, Amnerkung.

Keimung zu bringen, theils wurden zwar Mycelien gebildet, irgend welche Fruktifikationen traten jedoch an diesen niemals auf.

Die folgenden Untersuchungen betreffen hauptsächlich Mitrula phalloides (Bull), die mit ihrem im Wasser auf faulenden Blättern frei wachsenden und deshalb der Präparation leicht zugänglichen Mycel die für die Feststellung des Entwickelungsganges der Fruchtkörper geeignetste unter allen Helvellineen sein dürfte. Einige andere Formen sind im Anschluss an die gerade für die Frage der Hymeniumanlage wichtigen Stadien von Mitrula vergleichsweise herangezogen

### I. Mitrula phalloides (Bull).

Das Material hierfür wurde im Mai des Jahres 1897 theils am Fusse des Rummelsberges, theils am Zobten gesammelt; Anfang September fand ich Mitrula noch einmal bei Jannowitz zahlreich auf den Nadeln faulender, im Wasser einer Waldquelle liegender Fichtenzweige. Bei genauerem Zusehen fanden sich auf dem Laube, dem die Fruchtkörper von den beiden ersten Fundstellen aufsassen, namentlich zwischen zwei aneinander haftenden Blättern, auch nur wenige Millimeter grosse, weissliche Fruchtkörperchen, an denen bei Besichtigung mit der Lupe die spätere längliche Keule erst als eine geringe, kopfförmige Anschwellung am oberen Ende bemerkbar war. Die mikroskopische Betrachtung eines solchen jungen Stadiums zeigte den, wie erwähnt, ziemlich gleich schmalen Fruchtkörper namentlich im oberen Theile von einer durch ihre Durchsichtigkeit sich abhebenden äusseren Hyphenhülle umschlossen, deren einzelne Zellen, so weit überhaupt ihre Konturen noch unterscheidbar waren, in eine schleimige Masse eingebettet lagen, die augenscheinlich durch vom Aussenrande nach innen fortschreitende Verquellung der peripherischen Hyphenschichten hervorgegangen war. das eingehendere Studium dieser den Fruchtkörper von Mitrula, ähnlich wie die Volva einen jungen Coprinus, umgebenden Hülle auf den kritischen Entwickelungsstufen eine sichere Aussicht auf Entscheidung der Frage nach der angio- oder gymnokarpen Entstehung des Hymeniums bei dieser Helvellinee zu gewähren schien, wurden alsbald die verschiedenen unter dem gesammelten Material vorhandenen Fruchtkörperstadien mit den oben angegebenen Flüssigkeiten fixirt.

Mit Rücksicht darauf, dass es hier zunächst mehr auf die gröberen Entwickelungsverhältnisse ankam, als auf subtile Kernstudien, wurde eine Färbung der Objekte in toto vorgenommen, und zwar mit conc. Ammoniakcarmin von Dr. G. Grübler in Leipzig, dessen Wirkung zunächst an einigen älteren Fruchtkörpern erprobt wurde. Dieselben kamen aus dem stärkeren Alkohol, in den sie nach dem Fixiren und Auswaschen successive übergeführt worden waren, in eine Quantität der genannten Farbstofflösung, verblieben darin einige Stunden und wurden dann in 90% Alk. übertragen, dem eine geringe Spur von Salzsäure zugesetzt war. Bei der fleischigen Consistenz der Mitrula fiel die Herstellung ununterbrochener Schnittserien nicht schwer.

Die Präparate gewährten ein brauchbares Orientirungsbild: Die ascogenen Hyphen, welche auf diesen Stadien bereits in einer der ganzen Oberfläche der Keule parallelen Schicht vorhanden waren, hatten sich stärker roth gefärbt als die fast plasmaleeren vegetativen Zellen und die den Aussenrand einnehmenden palissadenartig angeordneten Paraphysen.

Für die nun in Angriff genommenen jungen Fruchtkörper bot die Methode der Vorfärbung noch den Vortheil, dass auf diese Weise die Orientirung beim Schneiden der Objekte, die schon im natürlichen Zustande und noch viel mehr, wenn sie durch Fixirung und Härtung abgeblichen sind, sich in dem gleichgefärbten Paraffin nicht genügend deutlich abheben, wesentlich erleichtert war. Die Carminfärbung konnte da, wo sich nachträglich die Anwendung anderer Färbungen nöthig machte, durch längeren Aufenthalt der Schnittserien in (nicht über ½10%) Salzsäure enthaltendem Alkohol wieder entfernt werden. Ebenso bewährt erwies sich eine Vorfärbung mit Eosin, wovon eine geringe Menge dem zum Härten der Objekte benutzten 90% und absoluten Alkohol zugesetzt wurde; dieser Farbstoff löst sich in schwachem Alkohol wieder leicht und schnell aus den Schnitten, was sich allerdings schon beim Aufkleben der Serien mit 50% Alkohol bemerklich macht. Die Empfänglichkeit der Schnitte für die späteren Doppelfärbungen zeigte sich nach dem Auswaschen des Eosius nicht im mindesten verändert.

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, vegetirt das Mycel der Mitrula phalloides sehr häufig zwischen zwei Blättern, deren oberes dann von dem sich streckenden Fruchtkörper durchbrochen wird (Fig. 6). Die Reste des so zerstörten, ohnehin schon in Verwesung begriffenen Blattes werden bald durch das Wasser fortgespült, so dass man die grösseren Fruchtkörper immer nur noch einem Blatte aufsitzend findet. — Die langgestreckten vegetativen Hyphenglieder enthalten je zwei eine Strecke von einander entfernt liegende Zellkerne. An Stelle dieser Kerne findet man nicht selten Gruppen von etwa sieben dicht neben einander befindlichen Körnchen, welche vielleicht sehr reduzirte Karyokinesen darstellen. Den Scheidewänden sitzen stets beiderseits die bei Ascomyceten und Basidiomyceten allgemein verbreiteten knopfartigen Verdickungen auf, die in ihrem tinktionellen Verhalten mit Zellkernen übereinstimmen. — Benachbarte Hyphen erscheinen gar nicht selten H-förmig mit einander verbunden.

An diesem Mycel beginnt die Bildung der Fruchtkörper, deren Anfangsstadien ich nur wenige Male zu Gesicht bekommen habe, in der Weise, dass gleichzeitig von mehreren nahe bei einander liegenden Hyphen verschiedener Aeste, etwa in ihrer Mitte, seitliche Auszweigungen entstehen, die unter sich und mit den vegetativen Zellen völlig übereinstimmen. Dieselben wachsen auf einander zu und verschlingen sich, um durch rasche Theilungen ein rundliches Hyphenknäuel zu bilden. Derartige junge Fruchtanlagen findet man nun auch in den Schnittserien durch reichlich entwickelte Mycelstellen und erkennt dann, dass sie im Durchschnitt aus sechs bis neun Lagen weitlumiger, plasmaarmer Zellen sich aufbauen, die überhaupt in

allem den durch Querwände getheilten Hyphen gleichen. Erst etwas später, wenn sich in dem bisher gleichförmigen, sterilen Gebilde ein Gegensatz zwischen Basis und Scheitel auszubilden anfängt, treten abweichend gestaltete Elemente in ihm auf. Es finden sich dann (Fig. 1) unter den erstbeschriebenen Zellen, die inzwischen durch weitere Theilung kleiner geworden sind. stärker färbbare, mehr oder minder längliche, gruppenweise zusammen liegende Hyphen mit grossem, deutlichem Kern, der einen ansehnlichen Nucleolus und einen dünnen Chromatinfaden erkennen lässt (Fig. 2). Sie gleichen bis auf ihre geringere Ausdehnung in der Längsrichtung des Fruchtkörpers ganz den auf weit späteren Stadien (Fig. 8) unter dem Paraphysenlager vorzufindenden, ebenfalls stark tingirbaren und grosskernigen Hyphen, welche die Asci bilden: Wir haben in diesen Bestandtheilen der jungen Fruchtanlage thatsächlich, wie ihre Verfolgung im weiter wachsenden Fruchtkörper noch eingehender zeigen wird, die ersten fertilen oder ascogenen Hyphen vor uns. Ueber ihre Erkennung und Unterscheidung von den sterilen Hyphen sei auf das pag. 11 Gesagte verwiesen.

Die vegetativen Hyphen, welche im Gegensatz zu den stets verdickten Membranen der sterilen Theile älterer Fruchtkörper noch sehr zarte Zellwände besitzen, haben auf diesem Stadium bereits eine verschiedene Gestalt angenommen: Die an der Peripherie gelegenen sind lang gestreckt und umspannen gleichsam die Fruchtanlage in ihrer ganzen Ausdehnung; in den auf das schmalere Ende zu gerichteten Hyphen überwiegt ebenfalls der Längsdurchmesser. Das basale Gewebe besteht dagegen aus rundlichen bis polyedrischen, oft sehr regelmässig fünfeckigen Zellen; im mittleren Theile des kleinen Fruchtkörpers finden sich theils eckige, theils etwas längliche Elemente. Die zwischen den basalen Zellen sichtbaren Gewebelücken sind wahrscheinlich durch Auflösung einzelner Zellgruppen zu Gunsten der kräftigeren Ernährung der fertilen Hyphen entstanden (vergl. Nichols pag. 312). In ähnlichem Sinne werden wir später die Bildung der Höhlung in der Fruchtkeule auffassen.

Ein Vergleich dieses Stadiums mit den späteren, auf welchen die Längsstreckung eingetreten ist, zeigt, welche Veränderungen inzwischen vor sich gegangen sind und welche Theile der in Fig. 1 wiedergegebenen Anlage hauptsächlich von denselben betroffen wurden. Die ascogenen Hyphen sind durch Verlängerung der unter und zwischen ihnen liegenden, vorher mehr rundlichen Zellen in das obere Viertel des Fruchtkörpers gehoben; die über ihnen liegenden Hyphen haben sich weiter gestreckt und vermehrt, sie werden später zu den Paraphysen. Däs übrige Gewebe hat sich in zwei Partieen von Zellen geschieden, deren Unterschiede auch bis zur Reife des Fruchtkörpers erhalten bleiben: Die basalen, ungefähr das untere Viertel erfüllenden, unregelmässig rundlich-eckigen Zellen mit stark verdickten Wänden und meist nicht mehr nachweisbaren Kernen, und die den mittleren Haupttheil ausmachenden, langgezogenen, auf diesem Stadium noch dünnwandigen Stielzellen. Zwischen den obersten Stielzellen finden wir die

ascogenen Hyphen wieder, welche auch im Längsdurchmesser zugenommen, an Zahl sich aber nicht erheblich vermehrt haben, sie sind nur mehr auseinandergewichen; ihre Gestalt und Vertheilung ist auf diesem Stadium nicht wesentlich verschieden von der in Fig. 5 dargestellten.

Die den Rand der oberen Hälfte des jugendlichen Fruchtkörpers einnehmenden, dichter gestellten und mit deutlichen Kernen ausgestatteten Hyphen wachsen nun etwas schneller als die in der Mittellinie gelegenen, so dass sie über diesen am oberen Ende zusammenneigen und das Ganze dadurch eine nach oben verschmälerte Gestalt annimmt. Die äussersten, später über der Spitze des Fruchtkörpers völlig in einander greifenden Hyphen unterliegen in der Folge einem Verschleimungsprocess, dessen erste Anzeichen sich in einer stärkeren Granulirung ihres Inhaltes und in einem allmählichen Unkenntlichwerden der bisher deutlich sich abhebenden Membranen kundgeben. Es sind die sechs bis acht äusseren Hyphenlagen, welche in eine den Fruchtkörper namentlich in der oberen Hälfte umhüllende, aber auch noch um den ganzen Fuss nachweisbare Gallertscheide sich umbilden (Fig. 3).

Um eine deutlichere Abgrenzung zwischen dieser Hülle und dem an Masse bei weitem überwiegenden Centraltheil des Fruchtkörpers herzustellen, wurden specifische Gallert- (Schleim-) Färbemittel auf die Schnitte einwirken gelassen, zunächst Thionin in veilchenblauer Lösung, kurze Zeit bis mehrere Stunden. Das Thionin, welches übrigens auch die Kerne und knopfförmigen Membranverdickungen färbt, wirkt in der Weise, dass die äusserste Schicht der Hülle, in welcher die Vergallertung vollendet ist, stark blau gefärbt wird und sich als eine unterbrochene, flockige Linie, infolge ihrer durch vielfach anhaftende kleine Fremdkörper nicht ganz geradlinigen Begrenzung, von der übrigen hell bleibenden Gallertmasse abhebt (Fig. 3 u. 6). Diese Färbung ist daher nicht geeignet, um einen Einblick in die Struktur der Schleimscheide selbst zu gewähren. Auch Rosolsäure, in 5% Natriumcarbonatlösung angewandt, und Saffranin lieferten keine brauchbareren Resultate; vorzüglich tritt dagegen die Abgrenzung der Hülle und ihre Struktur hervor bei der Tinktion mit Fuchsin-Jodgrün, durch welches die um den oberen Theil des Stieles und den Kopf gehende Hülle schön himmelblau, die den Fuss umgebende röthlich-violett gefärbt wird. Die Abgrenzung der bläulichen, homogenen Gallertmasse gegenüber den Inselartig in ihr eingebettet liegenden, durch ihre Umwandlung die Gallert ergebenden und den nach dem Centrum des Fruchtkörpers zu liegenden Hyphen, welche letzteren beide roth gefärbt erscheinen, gewährt einen deutlichen Einblick in die Elemente, aus denen die Hülle sich aufbaut (Fig. 4). Die verschleimenden Hyphen sind unregelmässig gestaltet; am längsten erhalten sich bei dem ganzen Umwandlungsprocesse die Zellkerne, die sich häufig noch allein in der umgebenden Gallert finden oder, wie in dem äussersten, tinktionell sich etwas abweichend von der übrigen Schleimmasse verhaltenden Hyphenstrange, in grösserer Zahl, nach Auflösung der die zugehörigen Zelllumina trennenden Membranen, sichtbar sind.

Auch im Innern des jungen Fruchtkörpers sind inzwischen Veränderungen eingetreten. Die centralen Zellenreihen, welche bereits früher weniger dicht aneinander schlossen, beginnen zu schwinden, und so entsteht die erste Anlage der Stielhöhle. In derselben findet man auf Schnitten durch ältere Fruchtkörper bisweilen eine körnig-fädige Füllmasse; sonst tritt ein nachweisbares Umwandlungsprodukt dieser Hyphen nicht auf oder wird doch sofort von den umgebenden Theilen resorbirt.

Die obersten, zunächst unter der Hülle gelegenen, langen und schmalen Hyphen bilden einen kurzen Kegel mit breiter Grundfläche, dessen Spitze nach aussen gerichtet ist. An ihrem charakteristischen, Palissadenartigen Aussehen und der Septirung geben sie sich als die ersten Paraphysen zu erkennen. Zwei bis drei Reihen unter ihnen liegen in noch spärlicher Zahl die ascogenen Hyphen. Durch den Druck der weiter wachsenden Paraphysen wird nunmehr die Hülle in ihrem oberen, mittleren Theile, wo sie schon vorher am schwächsten entwickelt war, gesprengt, und die Paraphysen ragen büschelförmig über die Oberfläche des jungen Fruchtkörpers hervor (Fig. 5). Bald breiten sie sich durch Nachwachsen der zunächst unter ihnen liegenden Hyphen, welche sich ebenfalls als Paraphysen zwischen die ersten einschieben, zu einer gewölbt-scheibenförmigen Endigung des Fruchtkörpers aus (Fig. 6); zu beiden Seiten der jungen Fruchtscheibe ist deutlich die ehemals den ganzen Kopf umhüllende schleimige Hülle sichtbar, die man an Fruchtkörpern auf diesem Stadium schon bei Betrachtung mit der Lupe als einen kragenartigen Wall um die terminale, kurz-keulige Anschwellung wahrnehmen kann. Die ascogenen Hyphen (Fig. 7) haben sich inzwischen ausgiebig verzweigt, sie nehmen jetzt eine von den Aussenrändern des Kopfes allseitig ungefähr gleich weit entfernte Partie ein. Ihre rasch eingetretene Vermehrung bringt eine Abnahme im Umfang der Hyphen und in der Grösse der Kerne mit sich, die daher in Fig. 7 nur etwa von den doppelten Dimensionen erscheinen wie in dem vorangehenden Stadium (Fig. 5), welches doch bei dem sechsten Theil der Vergrösserung von 7 gezeichnet ist. Die Kerntheilung erfolgt dabei schneller, als die Membranbildung mit ihr gleichen Schritt halten kann, so dass meist mehrere Kerne in einer Hyphe liegen. Ein Ersatz für diese rapide Vermehrung und gewissermassen eine Restitution der Kerne auf das für die der Sporenbildung vorausgehenden Theilungen erforderliche Quantum von chromatischer Substanz wird durch die vor der Bildung des primären Ascuskernes eintretenden Kernverschmelzungen erreicht.

Die jetzt erst flach gewölbte Fruchtscheibe thürmt sieh weiter eiförmig empor, wobei die oberen Stielzellen die über ihnen liegenden ascogenen Hyphen derartig vor sich her drängen, dass dieselben in einer dem peripherischen Paraphysenlager parallelen, kappenförmigen Schicht sich anordnen. Dieses Stadium ist wohl dasselbe, welches bisher für das jüngste, überhaupt ascogene Hyphen enthaltende angesprochen wurde. Auf die Dauer vermögen sich jedoch die sterilen Hyphen nicht an dem noch weiter fortschreitenden Wachsthum des Hymeniums zu betheiligen; ihre Reihen lichten

sich, und einzelne Hohlräume treten zwischen ihnen auf (Fig. 8). Während sich nun Paraphysen und ascogene Hyphen weiter verzweigen und dadurch die Fruchtscheibe immer mehr an Ausdehnung gewinnt, schwinden allmählich die im Inneren der jungen Keule gelegenen Zellen; ihr Inhalt wird augenscheinlich von dem weiter wachsenden Hymenium resorbirt und kommt diesem als Nährstoff zu gute. Im ausgebildeten Zustande findet man nur noch ein das hohle Innere der Keule durchsetzendes Balkensystem von Membranresten. Jetzt beginnt auch, wie bei allen Discomyceten, die Fructification, indem die Zweige der unter den Paraphysen sich hinziehenden ascogenen Hyphen zwischen diese hineinwachsen und nach dreimaliger Theilung ihres Kernes die Ascosporen bilden. Für die Untersuchung der dabei stattfindenden feineren Vorgänge und besonders des Kernverhaltens ist Mitrula wegen der geringen Grösse ihrer histologischen Elemente kein günstiges Object. Ich habe diese Verhältnisse dafür eingehend weiter unten bei Helvella Infula beschrieben.

Von den geschilderten Erscheinungen der Fruchtkörperentwickelung von Mitrula phalloides sei als besonders wichtig nochmals hervorgehoben, dass die ascogenen Hyphen auch hier vor den Paraphysen da sind und nicht etwa aus denselben Hyphen entstehen wie diese, was der von de Bary erkannten, principiellen Scheidung beider Systeme in der Ascusfrucht widersprochen haben würde. Nachdem aber einmal fertile Hyphen aufgetreten sind, gehen alle ferneren nur aus deren Verzweigung hervor, wie die oben geschilderten Verhältnisse der Vermehrung dieser Hyphen ganz bestimmt darthun. Für die Annahme einer auch noch später, etwa in dem bereits gestreckten Fruchtkörper vor sich gehenden Umwandlung steriler Zellen in fertile liegt hiernach gar kein Grund und auch keine thatsächliche Beobachtung vor. Uebrigens lässt sich auch in dem Fig. 1 abgebildeten Stadium der Ursprung der fertilen Hyphen durch weitere Verfolgung in den Schnittserien auf einzelne Punkte zurückführen, an denen ihre Differenzirung begonnen hat.

Auf dem in Fig. 6 abgebildeten Stadium gleicht der Fruchtkörper ganz einer Pezizinee, etwa einem gleichweit entwickelten Ascobolus, wenn wir von zwei Eigenthümlichkeiten bei Mitrula absehen: Einmal den zwischen Basalgewebe und Hymenium eingeschobenen, langgestreckten Zellen und zweitens der abweichenden Struktur der Hülle. Die Aehnlichkeit ist deutlich ausgesprochen in der kaum gewölbten Paraphysenschicht, die nur noch seitlich von der Hülle umgeben ist (Perithecium des Ascobolus) und unter der die ascogenen Hyphen gelagert sind, sowie in dem basalen Theil, der mit seinen unregelmässigen, weitlumigen Zellen die allergrösste Aehnlichkeit mit dem Hypothecium des Ascobolus aufweist.

Was zunächst das Auftreten des langen Stieles anlangt, so ist derselbe zwar schon deshalb nöthig, um die Fruchtkeule zwischen den Blättern hervorzuheben und so zu erfolgreicher Ausstreuung der Sporen gelangen zu lassen; von weit allgemeinerer Bedeutung in der ganzen Gruppe der Helvellineen ist aber für die Erklärung der Stielbildung ein Moment, welches

wir gerade als unterscheidendes Merkmal aller dieser Formen gegenüber den Pezizineen hervorheben müssen: Das stärkere und dadurch über die Schüsselform der Pezizen hinausgehende Flächenwachsthum des Hymeniums. Dasselbe äussert sich naturgemäss in einem Uebergreifen der Fruchtscheibe nach abwärts, wobei ihr gewissermassen ein Halt, eine Stütze geboten wird durch eine starke Entwickelung des Hypotheciums, die sich eben in einer Verlängerung des letzteren ausspricht und so zur Stielbildung führt'). Die eine Erscheinung steht in nothwendigem Zusammenhange mit der anderen.

Die schleimige Beschaffenheit der Hülle wäre vielleicht mit den Entstehungsbedingungen der Fruchtkörper im Wasser in Beziehung zu bringen, indem hier nicht die Auforderungen an Schutz und an Widerstandsfähigkeit gestellt werden, wie bei unter der Erde angelegten Ascusfrüchten.

Wenn es bei unserer Helvellinee nach dem Durchbruch des Hymeniums nicht auch zu der halbkugeligen und später herabgeschlagenen Ausbildung des Hutes wie bei den ihr nächst verwandten Helvella-Arten (vergl. Abschnitt III) kommt, so liegt der Grund hierfür offenbar in der Desorganisation und daraus resultirenden Unfähigkeit der Hülle zu weiterer Ausbreitung; statt eine selber wachsthumsfähige Unterlage für das sich ausdehnende Hymenium zu bieten, wird sie vielmehr von diesem am Stiele herabgedrängt. — Nach diesen Erwägungen bedarf es wohl keiner nochmaligen Hervorhebung, dass wir es in Mitrula phalloides sicher mit einer angiokarpen (oder genauer nur anfangs angiokarpen, also hemiangiokarpen) Form zu thun haben, deren Perithecium von demjenigen der nächstverwandten Discomyceten nur insofern abweicht, als dies durch die eigenthümliche Lebensweise dieser Art bedingt wird <sup>2</sup>).

In ihrem ganzen Entwickelungsgange zeigt Mitrula phalloides manche bemerkenswerthen Anklänge an Baeomyces roseus Pers. Auch bei dieser Form sind nach Krabbe (pag. 89—94) in sehr jungen, kugeligen Apothecienanlagen zwei getrennte, anatomisch unterscheidbare Fasersysteme nicht vorhanden; die ascogenen Hyphen differenziren sich ganz wie bei Mitrula

<sup>1)</sup> Nach einer vielfach geäusserten Anschauung soll der Stiel oder "fleischige Träger" der Helvellineen ein Stroma sein. Dass dies für Mitrula nicht zutrifft, beweist ihre oben beschriebene Entwickelung, wonach der Fruchtkörper ein einheitliches Gebilde ist, in dem sich schon fertile Elemente vorfinden, ehe der Stiel, das angebliche "Stroma", vorhanden ist. Zudem überzieht eine einheitliche Hülle den Kopf und oberen Stiel. — Gründe für die Auffassung des Stieles als Stroma sind mir an sich um so weniger ersichtlich, als der Stiel einfacher gebauter Helvella-Arten offenbar dem der gestielten Pezizen völlig homolog ist und der letztere wieder, wie eine ganze Reihe von Zwischenstufen lehrt, durch allmählige Zusammenziehung des Grundes der Fruchtscheiben ungestielter Formen entstanden ist.

<sup>2)</sup> Der neuerdings von Bucholtz betonte Vergleich der Tuberaceen mit den Helvellaceen ist schon hiernach als nicht zutreffend zu beurtheilen. Von vornherein konnte ein solcher Vergleich sich nur auf die ersten Bildungsstadien beziehen, da sich in der ferneren Entwickelung beider Gruppen der fundamentale Unterschied geltend macht, dass die einen angiokarp werden, die anderen gymnokarp bleiben sollten.

ohne besonderes Initialorgan frühzeitig aus dem anfänglich homogenen Gewebe heraus. Die Paraphysen treten bei Baeomyces allerdings schon in der ungestreckten Fruchtanlage auf, was damit in Zusammenhang zu bringen sein dürfte, dass hier die umgebenden Thallustheile die Funktion der Hülle übernehmen. — Nach der Art der Entwickelung steht Bacomyces den Geoglossaceen viel näher wie den in dieser Hinsicht ganz anders sich verhaltenden Sphyridium-Arten.

### II. Leotia gelatinosa Hill.

Die gallertige Beschaffenheit des Peritheciums bei Mitrula legte den Gedanken nahe, entsprechende Entwickelungsstadien auch bei Leotia aufzusuchen, deren Fruchtkörper ja eine ganz hervorragende Neigung zur Vergallertung zeigt, so dass man nicht bloss, bei der oben dargethanen engen Verwandtschaft zwischen den Helvellineen, erwarten konnte, hier ebenfalls das Hymenium, entgegen der bisherigen Annahme, zur Zeit seiner Entstehung umhüllt zu finden, sondern geradezu auch eine ähnliche Struktur dieser Hülle vermuthen durfte. In der That liegen bei Leotia die Verhältnisse bezüglich der Hüllbildung ganz ähnlich wie bei Mitrula.

Allerdings ist es ungleich schwieriger, von Leotia junge Entwickelungsstadien zu finden, wie bei Mitrula, wo man die kleinen Fruchtkörper von den schon in der Natur im Wasser liegenden Blättern auch wieder im Wasser abpräpariren resp. mit kleinen Stücken dieses für das Schneiden sehr geeigneten Substrates abtrennen kann. Leotia wächst dagegen gewöhnlich auf blosser Erde; die jüngsten Pilzchen, welche man an solchen Stellen findet, zeigen immer schon im Wesentlichen dieselben Verhältnisse von Hut und Stiel, wie die ausgewachsenen Exemplare. Nicht selten findet sich jedoch der Pilz auch auf Waldboden, der dicht mit abgefallenen Fichtennadeln bedeckt ist, und dann greift das Mycel gelegentlich auch auf die untersten Nadeln über und bildet an ihnen ansitzende Fruchtkörper, die sich in ähnlicher Weise wie bei Mitrula verarbeiten lassen.

Das Hymenium ist bei Leotia noch zu einer Zeit vollkommen umhüllt, wo es sich bereits halbkugelig ausgebreitet hat, etwa so weit wie in dem durch Fig. 6 dargestellten Stadium von Mitrula. Die Fruchtanlage ist jetzt noch ungestielt, rundlich oder eiförmig¹). In der Struktur der Gallert macht sich ein Unterschied gegen Mitrula insofern geltend, als bei Leotia die verschleimenden Hyphen nicht bloss in der Längsrichtung um den oberen Theil des Fruchtkörpers verlaufen, sondern wirr durcheinander gewunden sind: Zwischen den peripherisch sich hinziehenden Schlauchresten finden sich schief nach der Oberfläche zu gehende u. s. w. Im Ganzen ist die Hülle nicht unbedeutend breiter wie bei Mitrula. In alledem darf man wohl

<sup>1)</sup> Durch das bereits vorhandene Paraphysenlager gleichen diese Fruchtanlagen denen von Bacomyces roseus (s. o.), dem auch die ausgebildetere Leotia nicht unähnlich ist, noch mehr wie die gleich grossen Stadien von Mitrula.

einen Ausdruck für das erhöhte Schutzbedürfniss eines den Einwirkungen der Luft, des Staubes etc. ausgesetzten Fruchtkörpers sehen.

Figur 9 stellt einen jungen Fruchtkörper von Leotia gelatinosa dar, bei dem das sich ausdehnende Hymenium die Hülle in ähnlicher Weise, nur nicht so regelmässig, zur Seite gedrängt hat, wie bei Mitrula. Entsprechend der, wie erwähnt, etwas längeren Dauer der Umhüllung zeigen die fertilen Hyphen in Fig. 9 bereits eine ähnliche Anordnung, wie sie bei Mitrula erst später (Fig. 8) auftritt 1). Es kommt bei Leotia überhaupt nicht zu einer abwärts gerichteten Ausbreitung des Hymeniums am Stiele entlang: Die Endigung des Fruchtkörpers wird nicht "keulen-", sondern "kopfförmig". Der Grund zu dieser abweichenden Ausbildung scheint darin zu liegen, dass eine den jungen Hut am unteren Rande umgebende Zone von paraphysenartig angeordneten Hyphen steril bleibt und dem Weiterauswachsen der Fruchtschicht einen stärkeren Widerstand entgegensetzt, wie die weichliche Hülle der Mitrula, die leicht bei Seite gedrängt wird. Das auch hier durch ähnliche Ursachen wie bei Mitrula hervorgerufene intensive Flächenwachsthum des Hymeniums spricht sich dafür in einer Wellung und Faltung der Oberseite des Kopfes aus, der dadurch entfernt dem Hute einer kleinen Gyromitra ähnelt; der in populären Pilzbüchern anzutreffende Name "schlüpfrige Käppchenlorchel" für unsere Form ist daher, so gekünstelt er klingt, nicht ganz unzutreffend.

Die Gallerthülle, die in ihrer Hauptmasse zur Seite gedrängt wird, in schwachen Resten aber noch über den Paraphysen liegen bleibt, schwindet bald vollkommen, wohl durch Vertrocknen an der Luft.

Das abgebildete Exemplar zeigt an der einen Seite eine deutlich gesonderte Hymeniumpartie, deren Hülle auch getrennt von der des Haupthutes abgestreift ist. Wenngleich eine solche Bildung, wie man sie ähnlich auch bei manchen anderen Helvellineen beobachtet, mit dem ausgedehnten Flächenwachsthum dieser Formen in Zusammenhang gebracht werden kann, so spricht doch namentlich der zu beiden Seiten dieser fertilen Schicht vorhandene Hyphenkomplex für ihre Deutung als selbständige Fruchtanlage. Dadurch könnte man auf die oben zurückgewiesene Auffassung des Stieles als eines Stromas verfallen. Die Irrigkeit dieser Ansicht für Leotia geht aber, abgesehen von den erwähnten ungestielten und schon das Hymenium enthaltenden jungen Stadien derselben, noch daraus deutlich hervor, dass weiter ausgebildeten Fruchtkörpern seitlich ansitzende kleinere Fruchtscheiben stets auch deutlich gestielt sind; es gehört also zu jeder Fruchtscheibe ein eigener Stiel, und umgekehrt: Der Stiel trägt immer nur eine Fruchtscheibe (wenigstens auf fortgeschrittenen Stadien), nicht mehrere oder zahlreiche, wie wir das erwarten müssten, wenn wir den Stiel einer Helvellinee dem Stroma von Nectria oder einer anderen Hypocreacee gleich setzen wollten.

<sup>1)</sup> Auch bei Leotia sind also die fertilen Hyphen bereits in so jungen Fruchtkörpern vorhanden, wie sie mit blossem Auge eben noch aufzufinden sind.

Das ganze Innere des Fruchtkörpers zeigt schon frühzeitig Verschleimungserscheinungen, so dass die Schnitte ein eigenthümliches Bild gewähren: Um zahlreiche Kerne ziehen sich undeutliche Hypheukonturen, die sich allmählich immer mehr in Gallert auflösen.

Das weitere Wachsthum betrifft alle Theile des Fruchtkörpers ziemlich gleichmässig; auch die sterile Partie am Grunde des Hymeniums vergrössert sich noch und fällt an der Unterseite des Hutes älterer Pilze beim ersten Anblick auf. — In Jannowitz, wo ich Leotia sehr verbreitet in Fichtenund Buchenwäldern fand, habe ich einige Messungen über den Zuwachs an jüngeren und älteren Fruchtkörpern vorgenommen. Derselbe beträgt unter günstigen äusseren Bedingungen (regnerisches, nicht zu kühles Wetter) innerhalb drei Tagen bei 1 cm grossen Exemplaren 0,3 cm, bei grösseren (2,5 bis 3,5 cm) im Mittel 1 cm. Dabei tritt die ausgeprägte Wellung der Fruchtschicht bisweilen nicht erst au den reiferen Hüten, sondern schon an kaum 1 cm hohen Fruchtkörpern sehr deutlich hervor; in der Regel besitzen allerdings so kleine Pilzchen einen fast glatten Hut und gleichen so in der Gestalt durchaus einem ausgewachsenen Baeomyces roseus.

### III. Helvella und Gyromitra.

Die entwickelungsgeschichtliche Untersuchung der Helvellaceen im engeren Sinne, zu denen die einheimischen Gattungen Helvella, Guromitra, Verna und Morchella gehören, stösst auf erhebliche Schwierigkeiten. liegt das an der Schwerzugänglichkeit der frühen Jugendzustände dieser Formen, welche zweifellos im Erdboden angelegt werden 1). Eine Verfolgung des Mycels im Boden auf weitere Strecken hin, wo man andere Fruchtkörperanlagen vermuthen könnte, ist, wie ich mich bei Gyromitra esculenta überzeugen musste, völlig unmöglich; das schneeweisse, flockige Hyphengeflecht wird infolge seiner Zartheit bei jedem Versuche, es von der viel resistenteren Walderde zu trennen, in seinem Zusammenhange zerstört. Einen Anhaltspunkt für das Aufsuchen der fraglichen jungen Stadien in der Erde könnte allerdings die Bildung der sogen. Hexenringe geben, welche sich bei Morcheln ebenso vorfinden sollen, wie sie von gewissen Basidiomyceten, z. B. dem Fliegenpilz, allgemein bekannt sind. Ich habe jedoch diese Erscheinung unter den zahlreichen Vorkommen, welche mir von der bei uns gemeinhin als "Morchel" bezeichneten Gyromitra esculenta zugänglich waren (Wälder um Oels, bei Landsberg Kr. Kreuzburg, bei Obernigk) nie irgendwie deutlich ausgeprägt gefunden; immer standen die

<sup>1)</sup> Die Kultur der Helvellageen auf künstlichem Nährboden ist bis jetzt nicht gelungen, auch die Anlage von Morchelbeeten hat bisher wohl keinen neunenswerthen Erfolg gehabt. Nach den Mittheilungen des Baron d'Y voire (in den Schriften der Société nationale d'Acclimatation) sollen sich die Morcheln besonders gern auf Gartenplätzen, die mit Artischocken bepflanzt sind, ansiedeln. Er hat Versuche in dieser Richtung angestellt und giebt auch Rathschläge zur Herrichtung künstlicher Morchelbeete.

Exemplare einzeln oder doch so weit entfernt und unregelmässig verteilt. dass an einen gemeinsamen Ursprung derselben aus einem Mycel nicht zu denken war. Nur einmal, in den Bleibergen bei Jannowitz, fand ich sieben Individuen von Helvella lacunosa in einem Halbkreis angeordnet, doch waren alle in ihrer Ausbildung schon weit fortgeschritten und die von dem Mycel produzirten Anlagen hier offenbar gleichzeitig zur Entwickelung gelangt. -Eine andere Wachsthumseigenthümlichkeit der Lorcheln, bei deren Beachtung man junge Fruchtkörper aufzufinden erwarten könnte, äussert sich darin. dass häufig ein oder mehrere Fruchtkörper in der nächsten Umgebung eines anderen entspringen, um dann gelegentlich mit Stiel und Hut mit dem ersten zu verwachsen. Dennoch liessen sich auch an einzeln stehenden Fruchtkörpern oder in der Nähe von solchen keine neuen Anlagen nachweisen'). Am geeignetsten für diese Untersuchungen ist noch ein leichter, sandiger Boden, wie er sich namentlich an einer Stelle fand; dort konnte man die Lorcheln mit dem anhaftenden Mycelium direkt aus dem Sande hervorheben. Durch vorsichtiges, länger andauerndes Abspülen mit Wasser nach vorangegangener Fixirung der ganzen Masse mit Sublimat liess sich der nicht zu fest anhaftende Theil des Sandes entfernen. Dem auf diese Weise erhaltenen vegetativen Hyphengeflecht anhängende junge Fruchtkörper, wie man sie beispielsweise bei Phallus, dessen Mycel freilich derber, strangartig entwickelt ist, auch bei Trüffeln am Mycel finden kann, gelangten auch so nicht zur Beobachtung; es zeigten sich zwar gelegentlich abweichend gestaltete Hyphenbündel, ob aber in diesen Anfänge von Fruchtkörpern zu sehen wären, musste bei dem Mangel verbindender Entwickelungsstadien dahingestellt bleiben. An älteren Fruchtkörpern ist das Mycel meist völlig resorbirt, sie stecken einfach mit dem Stiel im Boden.

Wenn mir infolge dieser Schwierigkeiten die Klarlegung des Entwickelungsganges der echten Helvellaceen von den ersten Bildungsstadien an nicht gelungen ist, so möchte ich dafür hier einige Beobachtungen über die Entstehung des eigenthümlich gelappten Lorchelhutes aus der einfachen Scheibenform der Pezizen wiedergeben. Diese Erörterungen stehen mit dem Inhalt der beiden ersten Abschnitte insofern in Zusammenhang, als wir sehen werden, dass auch unzweifelhafte Helvellen auf frühen Stadien die Gestalt eines Becherpilzes haben, wie das ähnlich oben besonders für Mitrula phalloides gezeigt wurde, dass an solche einfache, zwischen Pezizen

<sup>1)</sup> In diesem Frühjahr habe ich mich an einem reichhaltigen, namentlich in den oberschlesischen Waldungen gesammelten Material von Gyromitra esculenta überzeugen können, dass die Bildung von Zwillingen und Drillingen etc. thatsächlich auf eine ganz andere als die oben angegebene (und wohl allgemein angenommene) Art geschieht, nämlich durch Theilung eines einzeln aus dem Boden hervorgekommenen Individuums in mehrere. Es wäre danach also im allgemeinen ein vergebliches Bemühen, gerade in der unnittelbaren Umgebung eines Pilzes nach jungen Anlagen in der Erde suchen zu wollen. — Ich gedenke die erwähnten Entwickelungsverhältnisse demnächst an anderer Stelle zu veröffentlichen.

und Helvellen vermittelnde Arten auch die komplizirteren Hitte der grossen Lorcheln sich stufenweise anreihen lassen, und dass es ein einheitliches, auch bei der Entstehung der Fruchtkeule von Mitrula und des Kopfes von Leotia wirksames Princip ist, welches im Extrem zu der Ausbildung der fast bizarren Formen der Lorcheln führt.

In der Umgegend von Jannowitz fand ich im Herbst des vorigen Jahres vier Arten der Gattung Helvella, deren Hutformen eine von einfacher zu komplizirter Gestaltung fortschreitende Ausbildung des fruchttragenden Theiles erkennen liessen: Helvella Ephippium1), H. elastica, H. lacunosa und H. Infula. Bei H. Ephippium ist der Hut junger Individuen regulär gewölbt, schüsselförmig gestaltet, später wird er sattelförmig, um sich endlich gleichmässig zweilappig herabzuschlagen; zwischen den beiden abwärts gerichteten Theilen der Fruchtschicht ragen zwei Zipfel hornartig empor. Fragen wir nach der Ursache dieser Veränderungen, so zeigt die Untersuchung der schüsselförmigen Fruchtschicht, dass hier unter den Paraphysen eine noch weiterer, ausgiebiger Entwickelung fähige Schicht von ascogenen Hyphen liegt; indem diese sich vermehren und schliesslich zwischen die Paraphysen hineinwachsen, wird eine Ausbreitung des Hymeniums bewirkt, an welcher die grossblasigen, inhaltsleeren Zellen am Grunde desselben (das Hypothecium) weniger theilzunehmen vermögen; die Oberfläche wird sich infolgedessen herabzubiegen beginnen?) und dann sattelähnlich werden; bei weiterer Flächenzunahme schlägt sich die beiderseitige Einbuchtung zwischen den spitz werdenden Zipfeln lappig herab (in dieser Form kennt man H. atra und einige andere Arten). Während bei dieser Art die Vergrösserung der Fruchtscheibe mit einer fast mathematischen Regelmässigkeit vor sich geht, sind bei H. elastica die beiden Lappen schon nicht ganz gleich, der eine etwas mehr aufgeblasen als der andere; gelegentlich finden sich von dieser Form auch dreilappige Exemplare. Von diesem Verhalten ist zu der unregelmässig zwei- bis dreilappigen H. lacunosa nur ein Schritt. Infolge der starken flächenhaften Ausdehnung wird die Fruchtschicht bei dieser Form immer dünner, gebrechlicher und schwankender; daraus ergiebt sich für sie die

<sup>1)</sup> Die im Folgenden beschriebenen, gerade für das Verständniss des Lorchelhutes bedeutungsvollen Entwickelungsformen waren für diese Art hisher nicht bekannt (in dieser Mannigfaltigkeit wohl überhaupt für keine Helrella); vielmehr beschrieb man von ihr nur ein flach verbogenes und das sattelförmige Stadium. Meine Form weicht ausser der bedeutenderen Grösse im ausgebildeten Zustande auch in der Beschaffenheit des Flaumes von H. Ephippium ab; Rehm fand jedoch die ihm eingesandten Originalexemplare im übrigen zu der H. Ephippium der Rabenhorstischen Exsiccaten recht gut passend. Ich schliesse mich daher ganz seiner Ansicht an, dass meine Art eine durch günstige Vegetationsbedingungen geförderte H. Ephippium sei (vgl. hierüber auch den Jahresbericht der schles. Ges. für vaterl. Kultur, 1897).

<sup>2)</sup> In welcher Weise dies aus rein mechanischen Gründen geschehen muss, kann man sich ganz gut an einfachen Papiermodellen veranschaulichen, an denen man die Oberstächenvergrösserung durch eingeschaltete Sektoren herstellt; hierdurch entstehen thatsächlich die verschiedenen Formen des Hutes von H. Ephippium.

Nothwendigkeit, einen Anhalt, eine Stütze zu gewinnen, um nicht von heftigeren Einwirkungen der Aussenwelt allzusehr mitgenommen zu werden, ehe sie zur Sporenbildung gelangt ist: Dieses Ziel wird erreicht durch Verwachsung der Ränder der Hutlappen unter einander und mit dem Stiele; durch die reichliche Bildung von Buchten und Rippen an dem letzteren werden dem Hute mehr Anheftungspunkte geboten. — Der H. lacunosa schliesst sich dann unmittelbar der nur ganz monströs aufgeblasene, zweibis vierzipfelige Hut von H. Infula ("Bischofsmütze") an. Bei den letztgenannten zwei Formen führt das gesteigerte Flächenwachsthum auch zu einer leichten Wellung der einzelnen Hutzipfel, ein Merkmal, welches manche Systematiker veranlasst hat, H. Infula schon zur Gattung Gyromitra zu rechnen 1). Und so werden wir denn durch diese stufenweise Komplikation übergeleitet zu der auf den ersten Blick ganz unverständlichen Gestalt der Gyromitra esculenta, deren rundlicher Hut keine deutliche Zipfelung mehr erkennen lässt; im übrigen ist bei jungen, nur einen Centimeter breiten Individuen, die eben erst aus der Erde hervorragen, der Hut stets frei vom Stiele und noch fast völlig glatt. Auch reifere Exemplare zeigen noch deutlich auf Längsschnitten die Entstehung der grossen Hüte durch weiteres lappiges Herabschlagen dieser anfänglichen Form.

Bei den vorstehend genannten Arten, mit Ausnahme der Helvella Ephippium und annähernd ähnlich noch bei H. elastica nach meinen Beobachtungen, findet man auch die jüngsten Exemplare nicht mehr scheibenförmig<sup>2</sup>), sondern bereits gezipfelt. Aber eben diese Zipfelung, die, wie wir bei H. Ephippium sahen und auch an den Papiermodellen nachweisen konnten, durch einseitige Vergrösserung der Oberfläche eines schüsselartigen Gebildes entsteht, lässt sich nur verstehen, wenn wir auch bei diesen Formen ein Pezizenähnliches früheres Stadium der Fruchtscheibe postuliren, ja sie zwingt uns geradezu zu der Annahme, dass auch die fast abenteuerlichen Gestalten etwa von H. Infula sich aus solchen einfachen, freilich sehr bald überschrittenen Scheibenformen entwickelt haben möchten.

Wie eine Vergrösserung der Oberfläche bei allen thierischen und pflanzlichen Organen eine erhöhte Leistungsfähigkeit derselben bedingt, so erfüllt auch das weiter ausgebreitete Hymenium der Helvellen seine Funktion, die Erzeugung der Sporen, in vollkommenerem Masse, als das bei den einfacher gestalteten Discomyceten der Fall ist. Es steht diese Erscheinung offenbar im Zusammenhang mit der kurzen Vegetationszeit vieler Helvellineen, und es ist in dieser Hinsicht auffallend genug, dass gerade Formen wie Gyromitra esculenta, die nur während weniger Wochen im zeitigen Frühjahr auftritt,

<sup>1)</sup> Meine Exemplare zeigten diese Wellung sogar bei H. lacunosa viel ausgeprägter wie bei H. Infula.

<sup>2)</sup> Nach Rehm, Discomyceten, ist auch bei H. lacunosa der Hut ursprünglich schüsselförmig. Hierauf, sowie auf die deutliche Ausprägung der Faltung der Fruchtschicht dürften Ernährungsbedingungen (Bodenbeschaffenheit, Feuchtigkeit) Einfluss ausüben.

eine besonders ausgeprägte, an die Gyrificationen des Hirnes erinnernde Windung und Faltung der Sporenproduzirenden Oberfläche der Fruchtscheibe aufweisen. Dazu kommt, dass die Sporen dieser Art sehr leicht, wie ich feststellen konnte, bereits auf dem Fruchtkörper Keimschläuche treiben, die sich verzweigend und verflechtend Mycelien hervorbringen, welche dann später wieder zu neuer Fruchtkörperbildung schreiten mögen — freilich nur unter gewissen, noch unbekannten Bedingungen, denn man findet an Stellen, an denen im vergangenen Jahre die Lorcheln ungestört wuchsen, sehr häufig keine Spur mehr von ihnen, während sie da, wo sie sich einmal in grösserer Individuenzahl eingebürgert haben, auch dauernd von Jahr zu Jahr wiederkehren, indem sie sich hier schon durch das im Boden perennirende Mycel von einer Vegetationsperiode zur andern erhalten.

Der Entwickelungsgang von Helvella Ephippium giebt uns einen Fingerzeig für die Beurtheilung ihrer Verwandtschaft mit den gestielten Pezizen, speziell der Peziza (Macropodia) macropus, mit der ihre Jugendform sogar in manchen Details übereinstimmt. Eigenthümlicherweise zeigt auch Peziza macropus an ausgewachsenen Exemplaren, wie ich solche im Skarsiner Buchenwalde fand, eine Vergrösserung der Fruchtscheibe bis zu geringer Herabsenkung ihrer Ränder, wobei dann allerdings die Scheibe nicht so allzeitig nachzugeben vermag wie bei Helvella, sondern an einer Stelle einreisst; bisweilen biegt sich auch bei dieser Form der Becherrand zipfelartig nach aufwärts, ähnlich wie bei der kaum gestielten Gattung Otidea.

- Auf manche Uebereinstimmungen zwischen Helvella und Macropodia war man bereits aufmerksam geworden (vgl. Rehm, Discomyceten, pag. 1179); indessen hielt man beide Gattungen durch die abweichende Entstehung des Hymeniums für wesentlich verschieden. Die oben mitgetheilten Thatsachen über die angiokarpe Bildung der Fruchtschicht bei Mitrula phalloides lassen auch den Vergleich von Helvella mit Peziza in neuem Lichte erscheinen. Es ist wohl nur eine Frage der Zeit, dass wenigstens bei den einfacheren Helvellen noch jüngere Stadien gefunden werden, auf denen die Fruchtscheibe so kugelig zusammenschliesst, wie das ihre oben beschriebene Schüsselform, nach allen Analogiegründen, unbedingt voraussetzt. Bei der völligen Uebereinstimmung in den Existenzbedingungen der Pezizen- und Helvella-Arten ist es wohl verständlich, dass auch ihre Hülle gleich beschaffen ist, und deren kräftigere Ausbildung (im Gegensatz zu Mitrula, vgl. pag. 20) bedingt eben das Auswachsen zur Schüsselform, die bei den Lorcheln noch überschritten wird und sich zu ihren mannigfach gestalteten Hüten und Mützen in kontinuirlicher Stufenfolge komplizirt.

Die stattlichen Asci der Helvellaceen bieten ein günstiges Objekt für Studien über das Kernverhalten bei der Sporenbildung. Ich habe diese Vorgänge eingehend bei Helvella Infula untersucht und die wesentlichen entsprechenden Stadien auch bei Gyromitra esculentu aufgefunden. Seltsamerweise gelangten Karyokinesen in den Ascis der H. Infula nicht zur Beobachtung,

während sie doch beispielsweise bei Ascobolus sehr leicht nachzuweisen sind (ich konnte mich an diesem Objekt bei Fixirung mit Sublimatessig und Färbung mit Fuchsin-Jodgrün von manchen der mamentlich von Harper jüngst angegebenen Einzelheiten der Kerntheilung, speciell dem Auftreten der Spindelfasern, der länglichen, grün färbbaren Chromosomen und der verschieden grossen, Nucleolenartigen Gebilde in der Höhlung des Mutterkernes überzeugen). Es unterliegt keinem Zweifel, dass bei Helvella Infula die Vermehrung der Kerne ebenso auf karyokinetischem Wege erfolgt, und nur etwa den beim Einsammeln des Materials gerade herrschenden Witterungsverhältnissen dürfte es zuzuschreiben sein, wenn sich augenblicklich nicht viele Kerne in Theilung befanden.

Es kam mir bei diesem Studium der Kernverhältnisse vornehmlich auf zweierlei an: Einmal nach Kernverschmelzungen in den jungen Ascis zu suchen und sodann die Natur der Nucleolenähnlichen Körperchen aufzuklären, welche ich schon früher bei Ascobolus in den jungen, noch ungefärbten Sporen gesehen hatte und die sich auch gleich in den ersten Schnittserien durch das Hymenium von Helvella Infula vorfanden. Sie mögen der Kürze des Ausdruckes wegen mit dem vorläufigen Namen "Sporosomen" bezeichnet werden.

Die unter dem Paraphysenlager und den in dasselbe emporwachsenden Ascis sich hinziehenden, vielfach gewundenen und kugelig angeschwollenen ascogenen Hyphen sind mit körnigem Plasma dicht erfüllt, zeigen aber nur hin und wieder einzelne deutliche Kerne und bisweilen den Sporosomen (s. u.) gleichende Körper. Dagegen findet man in den von diesen Hyphen aus aufwärts wachsenden jüngsten Ascis ganz konstant zwei Kerne (Fig. 10), neben jedem derselben liegt ein kleines, bei allen Färbungen sich wie ein Nucleolus verhaltendes Gebilde. Gross und deutlich sind an diesen Kernen die Nucleoli, während Chromatin nur in geringer Menge vorhanden ist und sich bei der Fuchsin-Jodgrün-Färbung als eine grüne Sprenkelung des Kerninnern zu erkennen giebt. Die Kernwand ist als scharfe Umgrenzungslinie sichtbar. Diese beiden Kerne wandern aufeinander zu, berühren sich, die trennende Kernmembran schwindet, und ihre beiden Nucleolen vereinigen sich (Fig. 11) zu einem ansehnlichen, von einer grossen und oft noch einer Anzahl kleinerer Vakuolen durchsetzten Nucleolus (Fig. 12). In dieser Kernverschmelzung einen Sexualakt zu sehen, scheint mir nicht hinreichend begründet. Vielmehr dürfte dieselbe mit der oben bei Mitrula erwähnten Erscheinung in Beziehung zu setzen sein, dass in Folge der reichlichen Verästelung und raschen Kerntheilung der ascogenen Hyphen den letzten Verzweigungen derselben relativ unbedeutende Kerne zukommen, welche die erneuten Theilungen im Ascus vielleicht nicht mehr durchmachen könnten, wenn nicht mehrere von ihnen sich vorher vereinigten. Die Zahl der kopulirenden Kerne beträgt nach meinen Erfahrungen immer nur zwei, was mit den Beobachtungen Raciborskis übereinstimmt. Während Fig. 13 zu der von Harper (II, Taf. XXVII, Fig. 3 u. 26) in der Hauptsache passt, habe ich solche

Stadien, wo vier Kerne in einer Zelle liegen sollen (Fig. 1 u. 2 der citirten Abbildungen), bei *Helvella Infula* nicht vorgefunden.

Um den so entstandenen "primären Ascuskern" (Fig. 12) liegen eine Anzahl Nucleolen-artiger Gebilde von nicht ganz gleicher Grösse, die besonders deutlich bei der Eisenhämatoxylinmethode als runde schwarze Kugeln hervortreten; leider ist bei Anwendung dieser Färbung die Abgrenzung der Kerne weit schwerer zu erkennen, und das minimale Chromatin lässt sich mit Rubin S noch weniger sichtbar machen wie mit Jodgrün. Die kleineren dieser Körner liegen dicht um den Kern herum, ein grösseres, oft mit einer Vacuole ausgestattetes seitlich über ihm (Fig. 12). Namentlich an der Spitze des einkernigen Ascus findet man häufig ein solches Korn. Nicht selten sind diese Gebilde von einem Hof umgeben, der jedoch niemals scharf, wie eine Kernhöhle, gegen das umgebende Plasma abgegrenzt ist. Ihre Natur ist sicher diejenige der bereits in Fig. 10 in der Nähe der Kerne abgebildeten Körperchen; während man aber auf diesem Stadium noch glauben könnte, es mit Centrosomen zu thun zu haben, spricht ihre bedeutendere Anzahl, verschiedene Grösse, ziemlich schwankende Lagerung im einkernigen Ascus doch gegen alles, was wir von diesen Zellorganen wissen, mit denen sie eben nur im tinktionellen Verhalten übereinstimmen 1). Ueberdies verlieren sie sich in den älteren, mehrkernigen Ascis oder finden sich hier doch nie in der Nähe der Kerne, höchstens im oberen Theile des Ascus. Im achtkernigen Ascus habe ich sie überhaupt nicht nachweisen können (Fig. 13). Erst wenn die paarweise bei einander liegenden, anfangs unregelmässig im Ascus vertheilten Kerne sich zweireihig anordnen und um sie das Sporenplasma als rundliche Masse sich ansammelt, welche bald durch eine zarte Grenzlinie vom "Epiplasma" abgesondert wird, treten wieder solche Nucleolenartigen Gebilde auf, und zwar liegt bei jeder Sporenanlage ein anfangs kleines, erythrophiles Körperchen (Fig. 14); wir wollen es als "Nebennucleolus" bezeichnen. Ob dieselben aus den vorher vorhandenen, ähnlichen Bildungen entstanden sind, lässt sich nach dem Gesagten nicht mit Bestimmtheit verfolgen; es wäre jedoch nicht gerade ausgeschlossen, dass die Substanz der letzteren aufgelöst und später in Gestalt der Nebennucleolen wieder niedergeschlagen worden wäre; das fernere Wachsthum derselben lässt eine solche Annahme nicht unmöglich erscheinen.

Die jungen Sporen strecken sich bald und nehmen so Ellipsenform an, wobei der Nebennucleolus sich ebenfalls ausdehnt; den auf diesem Stadium in jeder Spore enthaltenen Kern bezeichne ich mit Rücksicht auf die später in ihm vorgehenden Veränderungen als "primären Sporenkern" (Fig. 15).

<sup>1)</sup> Bei Gyromitra esculenta treten, soweit meine Beobachtungen reichen, diese Körner im einkernigen Ascus ehensowenig auf wie die später zu erwähnenden "Nebennueleolen" seitlich an den Sporen (Fig. 24 und 25) Fig. 24 zeigt auf dem Schnitt eine weit deutlichere, faserig-netzige Struktur des Ascusplasmas, wie die Abbildungen von Helvella Infula, was auf der verschiedenen Fixirung der beiden Objekte beruhen dürfte.

In etwas älteren, länglich-elliptischen Sporen treten nun in den beiden Brennpunkten zwei kleine, kugelrunde, scharf umgrenzte Körperchen vom tinktionellen Verhalten der Nucleolen auf (Fig. 16), zwei "Sporosomen", über die ich mich zunächst einfach referirend verhalten will; was sie sind wird die Verfolgung ihrer Entwickelung lehren. In der Mitte der Spore liegt jetzt ein mit Fuchsin-Jodgrün sich bläulich färbendes, rundliches Gebilde und an zwei gegenüberliegenden Seiten desselben zwei sehr kleine rothe Körner, deren Verbindungslinie schief zu der Längsachse der Spore orientirt sein würde. Bei der Eisenhämatoxylin-Rubin S.-Methode werden die beiden grösseren Sporosomen, ebenso wie die kleinen, an dem Mittelgebilde liegenden Körperchen intensiv blauschwarz, dieses selbst rosa gefärbt. Die Nebennucleolen sind auf diesem Stadium deutlich linsenförmig und erscheinen daher, je nachdem man sie von der Fläche oder von der Kante zu Gesicht bekommt, entweder als Scheiben oder Spindeln (vgl. Fig. 22); häufig enthalten sie eine Vakuole, bisweilen noch eine zweite kleinere. Sie stellen nicht etwa Anhängsel der Sporen dar, wie sie sich z. B. bei Ascobolus finden, sondern sind selbstständige Gebilde, die vom Epiplasma her der sich zusammenballenden Sporenanlage kontinuirlich nachrücken. Ihr Aussehen ändert sich mit der fortschreitenden Ausbildung der Sporen nicht mehr wesentlich, sie werden nur noch unbedeutend grösser.

Bald darauf verschwinden die beiden Körnchen, welche vorher dem Mittelkörper anlagen, und es treten dafür (Fig. 17) zwei neue Sporosomen auf, die mit den beiden ersten eine Reihe bilden; zwischen den mittleren Sporosomen liegt noch deutlich das durch sein tinktionelles Verhalten charakterisirte rundliche Gebilde. Mit dem Verschwinden des letzteren erscheinen um die vier Sporosomen helle Höfe (Fig. 18), die schliesslich durch deutliche Kreislinien gegen das Sporenplasma abgegrenzt werden (Fig. 19). Die Sporosomen mit den sie umgebenden Höfen rücken nun nach der Mitte der Spore zu (Fig. 19 und 20), in deren Brennpunkten später die Oeltropfen sichtbar Inzwischen haben sich die Sporen infolge einer Art Verdichtung ihrer ursprünglichen Masse, innerhalb der ersten zarten Grenzlinie gegen das übrige Ascusplasma, kontrahirt und erscheinen dadurch eine jede von einem farblosen Ringe umgeben, dessen innerer Abschluss durch die Sporenmembran dargestellt wird, welcher der Nebennucleolus angeschmiegt ist. Die mit zunehmender Reife der Sporen eintretende Verdickung und daraus resultirende intensivere Tinktion der Membran entzieht die Vorgänge im Sporeninneren meist der Beobachtung; doch konnte ich an günstigen Stellen (Fig. 23) die unveränderte Erhaltung der vier Sporosomen mit ihren Höfen zwischen den beiden Oeltropfen auch in älteren Sporen feststellen.

Ueber die Deutung dieser eigenthümlichen Vorgänge in den Sporen von Helvella Infula dürfen wir uns kurz fassen. Wenn man bedenkt, dass die Sporosomen in ihrem tinktionellen Verhalten mit den Nucleolen übereinstimmen, dass ferner der primäre Sporenkern, speciell sein Nucleolus, allmählich schwindet und dass endlich, mit Rücksicht auf die äusserst geringe

Entwickelung des Chromatins in diesen Kernen, das Hauptkriterium für den Nachweis eines Kernes die Anwesenheit eines Nucleolus und der ihn umgebenden Kernwand ist, so wird man nicht darüber im Zweifel sein können, dass hier in den Sporenaulagen der zuerst in ihnen vorhandene Kern, den ich eben deshalb "primären Sporenkern" genannt habe, sich in einer besonderen Weise zu vier Kernen vermehrt hat, indem nämlich sein Nucleolus sich theilt und die Theilprodukte aus der Kernhöhle austreten; der ehromatische Theil des Mutterkernes (der anfangs noch erhaltene Mittelkörper der obigen Darstellung) diffundirt durch die Sporenmasse und sammelt sich um die Sporosomen, d. i. die Descendenten des Nucleolus des Mutterkernes, an, die auf diese Weise zu vier neuen Kernen sich ausbilden. — Eine derartige Entstehung von Tochterkernen um die ausgetretenen Nucleolentheile des Mutterkernes wurde gelegentlich auch von zoologischer Seite angegeben.

Wenn wir sehliesslich versuchen wollen, die Eigenthümlichkeiten in der Sporenbildung von Helvella Infula von allgemeineren Gesichtspunkten aus zu betrachten und zu erklären, so ist vorher zu betonen, dass allzu weitgehende theoretische Schlüsse aus diesen Erscheinungen doch erst dann berechtigt sind, wenn eine grössere Verbreitung derselben, wenigstens etwa bei den Helvellineen und Ascoboleen, nachgewiesen ist. Bei Guromitra esculenta habe ich bezüglich der "Sporosomen" ganz ähnliche Verhältnisse gefunden, und Fig. 25 giebt eine Spore von dieser Art mit vier deutlichen kleinen Kernen wieder. Mit den Figuren von Helvella Infula verglichen, tritt die Vermehrung der Kerne bei der anderen Art scheinbar schon auf früheren Stadien auf, in Wirklichkeit rührt dies aber nur daher, dass die Sporen der Gyromitra stets eiförmig-elliptisch bleiben und sich überhaupt nicht weiter in die Länge strecken. - Zuerst aufmerksam geworden bin ich auf diese Verhältnisse bei Ascobolus furfuraceus Pers., war iedoch damals nicht ohne weiteres zu einer Entscheidung über die Natur der in den Sporen dieser Form auftretenden drei bis vier stark färbbaren Körper gelangt und habe infolgedessen die hauptsächlich auffälligen Nucleolen-artigen Gebilde oben mit der vorläufigen, einer möglichen anderen Anschauung nicht vorgreifenden Bezeichnung Sporosomen belegt. Mit der Bildung der Oeltropfen haben diese Körperchen allem Anschein nach nichts zu thun, stellen also nicht etwa "Elaioplasten" dar, wie solche bei Pilzen übrigens auch noch nie beobachtet worden sind.

Dass in einzelligen Sporen mehrere Kerne auftreten, scheint mir zur Zeit nur unter der Annahme eines Rückschlages, einer Reminiseenz an eine mehrzellige Urform der Ascospore<sup>1</sup>) verständlich. In diesem Sinne würden sich die mehrkernigen Sporen der Helvella Infula und Gyromitra esculenta

<sup>1)</sup> Zunächst nur bei den Helvellineen, wo gewisse einfacher gebaute Formen (Geoglossum) vielzellige Sporen besitzen; auch bei Mitrula habe ich nicht selten eine Scheidewand an gefärbten Sporen beobachtet.

von den septirten bei Geoglossum etc. ableiten (vgl. auch das über Teichospora pag. 8 Gesagte). Eine sehr weitgehende Frage wäre es, ob hierin etwa Anklänge an die nachträgliche Sprossung der Sporen mancher Exoasceen (Taphria) zu sehen sind; diese Formen würden dann thatsächlich als die primitiven und nicht, wie man nach ihrer parasitischen Lebensweise wohl auch vermuthen könnte, als reduzirte Discomyceten anzusehen sein.

Eines Erklärungsversuches bedürfen noch die Nebennucleolen. Unsere gegenwärtigen Kenntnisse von der Funktion der Nucleolen erlauben es wohl noch nicht, diesen Organen eine bestimmte oder in der Mehrzahl der Fälle übereinstimmende Rolle beim Aufbau des Elementarorganismus zuzuschreiben. Mit der von vielen anderen Fällen her bekannten Thätigkeit der Kerne bei der Bildung der Zellwand würde es aber durchaus im Einklang stehen, wenn ein ausserhalb der Spore gelegenes derartiges Gebilde bei der Entstehung ihrer Membran mitwirkt, um so mehr, als eine Aktion der später, nach der Bildung der Sporenhaut, abgeschlossenen Kerne durch diese hindurch, wie sie doch bei der Auflagerung neuer Membranschichten von aussen nöthig wäre, nicht recht denkbar ist. In diesem Sinne würde man in den Nebennucleolen Theile von Kernen sehen können, die dem Epiplasma noch verbleiben und eine Wechselwirkung zwischen ihm und den Sporen, insbesondere bei der centripetalen Verstärkung der Sporenmembran, vermitteln. Eine solche Anschauung steht freilich in einem gewissen Widerspruche mit dem, was man bisher über "freie Zellbildung" im Ascus für allgemein gültig ansah. Vielleicht bringt hier die Untersuchung der Kernverhältnisse bei der Sporenbildung niedrig stehender Ascomyceten, wie der Perisporiaceen, bei denen diese Vorgänge sich möglicherweise einfacher und verständlicher abspielen, noch interessante Aufschlüsse. Dass die durch Harper erschöpfend behandelten Erysipheen für unsere Fragestellung nichts leisten, harmonirt durchaus mit den Anschauungen dieses Autors, der eben für diese Gruppe, auf Grund der Entwickelungsverhältnisse des Ascogons, in phylogenetischer Hinsicht eine höhere Stufe in Anspruch nimmt, als sie gewissen Discomuceten (Ascobolus) zukommt.

Wie wir sahen, stellt der Fruchtkörper von Mitrula phalloides in seiner ersten Anlage einen auf asexuellem Wege, aus verknäuelten und verzweigten Mycelsprossungen entstandenen, gleichartigen, sterilen Gewebekomplex dar, in welchem bald die fertilen Elemente als Gruppen von plasmareichen, grosskernigen Zellen auftreten; dieselben werden bei der Streckung in den oberen Theil des Fruchtkörpers gehoben, wo sich die peripherischen Hyphen zu einer schleimigen Hülle ausbilden, unter der die Paraphysen sich differenziren; damit wird die angiokarpe Hymeniumanlage eingeleitet. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Leotia gelatinosa, nur dass bei dieser die Paraphysen schon in dem ungestielten Fruchtkörper vorhanden sind. Die Para-

physen durchbrechen die Hülle und drängen sie zur Seite; die unter ihnen liegenden ascogenen Hyphen sind in lebhafter Verzweigung begriffen. Das Hymenium wölbt sich durch reichliche Vermehrung seiner Elemente bei Mitrula eiformig empor, während das innere Gewebe allmählich schwindet; die zwischen der herabwachsenden Fruchtschicht und dem Stiel zusammengedrängte Hülle bleibt noch in ausgewachsenen Fruchtkörpern deutlich erkennbar. Etwas anders gestaltet sich die weitere Entwickelung von Leotia. Infolge der desorganisirten Beschaffenheit der Hülle kann es bei beiden Formen nicht zur Bildung einer ausgebreiteten Fruchtscheibe kommen, wie das bei Helvella Ephippium der Fall ist, deren anfangs halbkugelige Fruchtscheibe sich infolge starken Flächenwachsthums der Oberseite zweilappig herabschlägt. Auf unregelmässigere Ausbildung und starke Wellung dieser Lappen lässt sich die Gestaltung des Hutes der komplizirteren Helvella- und Gyromitra-Arten zurückführen und dadurch ihre Entstehung aus der ursprünglichen Pezizen-Form verfolgen. Die Helvellingen erscheinen nach ihrer Entwickelungsgeschichte als Pezizen mit starkem Flächenwachsthum des Hymeniums; die Verschiedenheit ihres "Peritheciums" beruht vielleicht zum Theil auf verschiedenen Lebensbedingungen.

Der primäre Aseuskern entsteht bei Helvella Infula durch Verschmelzung zweier Kerne, in welcher ein rein vegetativer Vorgang zu sehen ist. Die in den Sporen von Helvella Infula und Gyromitra esculenta auftretenden "Sporosomen" sind die Descendenten des Nucleolus des "primäreu Sporenkerns", um sie bilden sich nach dem Schwinden der Mutterkernhöhle vier neue Sporenkerne. An den Sporen der erstgenannten Art finden sich ausserdem eigenthümliche "Nebennucleolen", die vielleicht bei der Membranbildung eine Rolle spielen.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut, den 21. Juli 1898.

### Litteraturverzeichniss.

Baranetzky: Entwickelungsgeschichte des Gymnoascus Reessii. Bot. Ztg. 1872.

- de Bary: I. Ueber die Fruchtentwickelung der Ascomyceten. Eine pflanzenphysiologische Untersuchung. Leipzig 1863.
- II. Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten und Myxomyceten. Leipzig
  1866.
- u. Woronin: III. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze.
   II. Reihe: Ascobolus pulcherrimus und Pezizen. Frankfurt a. M. 1866.
   III. \* Sphaeria, Sordaria, Eurotium, Erusiphe. 1870
- IV. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.
- Bauke: Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. Bot. Ztg. 1877.
- Brefeld: Untersuchungen aus dem Gesammtgebiete der Mykologie. Heft II., IV., IX., X.
- Bucholtz: Zur Entwickelungsgeschichte der Tuberaceen. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. XV., H. 1V. 1897.
- Dangeard; I. La reproduction sexuelle des Ascomycètes. Le Botaniste, Sér. IV. 1896.
   II. Seconde mémoire sur la production sexuelle des Ascomycètes. Ibid. Sér. V. 1897.
- Eidam: I. Beitrag zur Kenntniss der Gymnoasceen. Cohn's Beitr. z. Biol. Bd. III., Heft II. 1883.
- II. Zur Kenntniss der Entwickelung bei den Ascomyceten. ibid. H. III.
- Errera: L'épiplasme des Ascomycètes. Thèse. Bruxelles 1882.
- Fisch: I. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte einiger Ascomyceten. Bot, Ztg. 1882. -- II. Ueber die Pilzgattung Ascomyces, ibid. 1885.
- Gjurasin: Ueber die Kerntheilung in den Schläuchen von Peziza vesiculosa Bulliard. Ber. d. deutsch, bot. Ges. XI. 1893.
- Harper: I. Die Entwickelung des Peritheciums bei Sphaerotheca Castagnei. Ber. d. deutsch. bot. Ges. XIII., 1896.
  - II. Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und Sporenbildung im Ascus. Ibid. XIII., 1896.
  - III. Ueber das Verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten. Pringsheim's Jahrbücher XXIX, 1896.
  - IV. Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus ("Cytologische Studien aus dem Bonner botanischen Institut"). Ibid. XXX., 1897.
- Hesse: Zur Entwickelungsgeschichte der Tuberaceen und Elaphomyceten. Bot. Centralbl. Bd. XLII. 1890. H. 1.
- Janezewski: Morphologische Untersuchungen über Ascobolus furfuraceus. Bot. Ztg. 1871.

- Kihlman: Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. Acta Soc. Scient. Fenn. Helsingfors 1883.
- Krabbe: Entwickelung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1882.
- Möller: Ueber die sogenannten Spermatien der Ascomyceten. Bot. Ztg. 1888.
- Mary A. Nichols: The morphology and development of certain Pyrenomycetous fungi. Botan. Gazette. XXII. 1896.
- Oltmanns: Ueber die Entwickelung der Perithecien in der Gattung Chaetomium. Bot. Ztg. 1887.
- Raciborski: Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora 1896.
- Sadebeek: Untersuchungen über die Pilzgattung Exvascus. Jahrb. d. wissensch. Anstalten zu Hamburg. 1883.
- Stahl: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten. Heft I.: Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung der Collemaceen. Leipzig 1877.
- van Tieghem: I. Sur le développement du fruit des Chaetomium et la prétendue sexualité des Ascomycètes. Comptes rendues. LXXXI. 1875.
- II. Sur le développement du fruit des Ascodesmis, Bull. de la Soc. bot. XXIII. 1876.
- III. Culture et développement du Pyronema confluens. ibid. XXI. 1884.
- Thaxter: Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. Mem. of Americ, Acad. of Arts and Sciences. Boston 1896.
- Tulasne: Sur les phénomènes de copulation que présentent quelques champignons. Ann. d. Sc. nat. V. sér. VI. 1866.
- Woronin: s. de Bary III.
- Zopf: Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten. Chaetomium. Nova Acta XLII. No. 5. Halle 1881.
- II. Die Pilze in morphologischer, physiologischer, biologischer und systematischer Beziehung. Breslau 1890.
- Zukal: Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen aus dem Gebiete der Ascomyceten. Sitzungsber. d. math.-naturw. Klasse der K. Akad. d. Wissenschaft. Bd. XCVIII., Abt. I., Heft V., Wien 1890.

### Figuren-Erklärung.

Die Figuren sind mit Leitz'schen Objektiven und Okularen, die stärker vergrösserten unter Benutzung der Oelimmersion <sup>1</sup>/<sub>12</sub>, num. Ap. 1,30, mit Hilfe des Abbé'schen Zeichenapparates entworfen.

### Fruchtkörperentwickelung von Mitrula phalloides (Bull).

- Fig. 1. Schnitt durch eine junge Fruchtanlage mit ascogenen Hyphen. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 390/1.
- Fig. 2. Ascogene Hyphen mit Kernen auf diesem Stadium. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 1000/1.
- Fig. 3. Gestreckter Fruchtkörper: Am oberen Ende ist, durch die bläuliche Färbung kenntlich, das Hymenium angelegt, umgeben von einer Hülle. Fx.: Keiser. Fb.: Ammoniak-Carmin + Thionin, Vergr. 30/1.
- Fig. 4. Struktur dieser Hülle. Fx.: Keiser. Fb.: Fuchsin-Jodgrün. Vergr. 800/1.
- Fig. 5. Längsschnitt durch die Kopfanlage; die Paraphysen haben die (schematisch konturirte) Hülle durchbrochen. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 120/1.
- Fig. 6. Habitusbild eines zwischen zwei Blättern hervorbrechenden Fruchtkörpers mit freigelegter Paraphysenschicht. Fx.: Keiser. Fb.: Ammoniak-Carmin + Thionin. Vergr. 30/1.
- Fig. 7. Ascogene Hyphen auf diesem Stadium, dazwischen sterile. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 800/1.
- Fig. 8. Weiter sich ausbreitende Fruchtscheibe: Die Hülle ist zur Seite gedrängt, die ascogenen Hyphen haben sich parallel zur Oberfläche angeordnet. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 50/1.

#### Leotia gelatinosa Hill.

Fig. 9. Junger Fruchtkörper mit Resten der Hülle und ascogenen Hyphen unter der Paraphysenschicht. st.: sterile Zone. Fx.: Keiser. Fb.: Eisenhämatoxylin + Rubin S. Vergr. 40/1.

#### Helvella Infula Schaeffer.

- Fig. 10-15. Ascus-Entwickelung bis zur Anlage elliptischer, einkerniger Sporen. Fx.: Keiser. Fb.: Fuchsin-Jodgrün. Vergr. 800/1.
- Fig. 16-23. Verhalten der Kerne bei der weiteren Ausbildung der Sporen. Fx.: Keiser. Fb.: Fuchsin-Jodgrün. Vergr. 800/1.

#### Gyromitra esculenta (Pers.).

- Fig. 24. Ascus mit einem Kern. ) Fx.: Flemming. Fb.: Saffranin-
- Fig. 25. Spore mit vier Kernen. Gentianaviolett. Vergr. 800/1.

### Lebenslauf.

Am 4. Mai 1875 wurde ich, Georg Gustav Dittrich, zu Oels in Schlesien geboren als Sohn des verstorbenen Gerichtsassessors Clemens Dittrich und seiner Ehefrau Thecla geb. Bernstein, katholischer Confession. Ich besuchte zuerst die dortige Elementarschule und dann das Gymnasium, welches ich Ostern 1894 mit dem Reifezeugniss verliess. Seitdem studirte ich in Breslau Naturwissenschaften; ich hörte Vorlesungen und betheiligte mich an Uebungen der nachstehenden Herren Professoren und Dozenten:

Baeumker, Braem, Chun, † F. Cohn, Ebbinghaus, Frech, Hintze, Ladenburg, O. E. Meyer, Pax; Pillet, Pughe, Rohde, Rosanes, Rosen, Scholtz, Sturm.

Ihnen allen sage ich meinen besten Dank.

Die vorstehende Dissertation, welche als Bearbeitung der von der philosophischen Fakultät für das vergangene Jahr gestellten botanischen Preisaufgabe über Entwickelung der Fruchtkörper von Ascomyceten entstand, wurde mit dem vollen Preise ausgezeichnet, wofür ich hiermit ehrerbietigst danken darf. Zu besonderem Danke fühle ich mich Herrn Geheimrath Prof. Ferdinand Cohn verpflichtet für die grosse Liebenswürdigkeit, mit der er mir bei der Abfassung der Arbeit entgegenkam und meine Studien in anregendster Weise förderte; nicht minder auch Herrn Dr. Rosen für seine Rathschläge und stete Unterstützung.

## Thesen.

- Die "Helvellineen" weichen von den "Pezizineen" nicht in der Anlage des Hymeniums, sondern erst in der weiteren Entwickelung der Fruchtkörper ab.
- 2) Die Kernverschmelzungen im jungen Ascus sind nicht als Sexualakt aufzufassen, vielmehr mit den darauf folgenden Kerntheilungen in Zusammenhang zu bringen.
- 3) Die Entstehung neuer Arten ist nicht durch die Darwin'sche Selektionstheorie allein zu erklären, sondern sie muss auf das Zusammenwirken mehrerer Ursachen zurückgeführt werden.